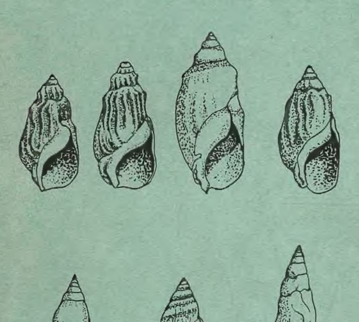
# HALIOTIS

1974 - Volume 4

Nos 1 - 2








Congrès et Colloque de Lyon - Septembre 1973

Publié par la Société Française de Malacologie

**SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE**
**fondée en 1969**
**Siège social : 55, rue de Buffon - 75005 PARIS - Tél. : 331.38.95**



La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'Association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membres, personnes physiques ou personnes morales (Laboratoires, Associations, Sociétés). Chaque membre de la Société reçoit :
- des circulaires ronéotypées,
- des listes des travaux malacologiques reçus au Siège Social,
- la revue « HALIOTIS » (2 numéros, séparés ou reliés, par an),
- le bulletin de liaison de Malacologie continentale «ELONA» (Mollusques terrestres et dulçaquicoles actuels et quaternaires de France),
- éventuellement l'Annuaire des Membres de l'année.

Montant de la cotisation :

| | |
|---|---|
| Non-étudiant | : 35 F |
| Etudiant | : 25 F |
| Personne morale | : 50 F |

| | |
|---|---|
| «Haliotis» des années antérieures | : 50 F le vol. |
| «Elona» " " " | : 5 F le numéro. |
| Annuaire 1974 des membres | : 15 F. |

Les règlements s'effectuent à l'ordre de la «Société Française de Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 PARIS» (C.C.P. 30 387-66 LA SOURCE).

Toutes demandes d'adhésion ou de renseignements, doivent être adressées au Secrétariat de la Société.

| | |
|---|---|
| Directeur de la Publication | : Le Président de la S.F.M. |
| Comité de rédaction | : Le Conseil de la S.F.M. et les Membres étrangers invités au Conseil |
| Secrétaire de rédaction et Gérant | : P. LUBET |

# HALIOTIS

## Congrès et Colloque de Lyon

**organisé par la Société Française de malacologie**
**et le laboratoire de zoologie de l'Université Claude Bernard — LYON**
**(Professeur J. WAUTIER)**

## LYON 4 - 8 Septembre 1973

**Volume 4** **Nos 1 - 2**





IN MEMORIAN

Paul MARS
1922 - 1973

Pour la première fois depuis sa fondation, la Société Française de Malacologie a la douleur d'annoncer la disparition d'un de ses membres, notre Collègue et ami Paul MARS qu'une cruelle maladie vient prématurément d'enlever à l'affection des siens.

Cette perte brutale d'un collègue loyal et estimé, d'un malacologue de grand renom, nous affecte profondément.

Notre ami Paul MARS était né le 10 mars 1922 à Corte. Il révéla très tôt une vocation de naturaliste et fut élève de l'Ecole Normale d'Aix-en-Provence. Déporté S.T.O. en Allemagne dont il revint mutilé, il eut le courage d'entreprendre des études supérieures qu'il mena à bien tout en assumant les fonctions d'Assistant au Muséum d'Histoire naturelle de Marseille. Sous la direction du Professeur J.M. PERES, il réalisa une Thèse de Sciences très remarquée sur les faunes malacologiques de quelques étangs du littoral méditerranéen français.

Tour à tour chargé de cours de Biologie animale à la Faculté des Sciences de Nice, puis Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Tananarive, Directeur de la Station marine de Tuléar, il accomplit ces fonctions de façon exemplaire.

Les travaux malacologiques de Paul MARS sont nombreux et portent à la fois sur la faune marine du Quaternaire et la faune actuelle. Ils constituent un ensemble remarquable, une base fondamentale pour toute étude malacologique en Méditerranée.

La Société Française de Malacologie assure Madame Paul MARS et ses enfants de sa profonde sympathie et leur présente ses respectueuses condoléances.

## SOMMAIRE

### DEUXIEME CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE



### FASCICULE 1

#### COLLOQUE de NEURO-CYTOLOGIE et de NEURO-ANATOMIE



#### COMMUNICATIONS sur la REPRODUCTION et la SEXUALITE des MOLLUSQUES

COMMUNICATIONS de PHYSIOLOGIE



COMMUNICATIONS d'ECOLOGIE et de BIOGEOGRAPHIE



## FASCICULE 2

COLLOQUE DE MALACOLOGIE des MILIEUX SAUMATRES FOSSILES ET ACTUELS



COMMUNICATIONS de GEOLOGIE



TRAVAUX de la COMMISSION de FAUNISTIQUE

## 2ème CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE
## LYON, 4-8 septembre 1973

Organisé par le Laboratoire de Zoologie de l'Université Claude BERNARD de LYON

### DEROULEMENT DU CONGRES ET DES COLLOQUES

**Mardi 4 septembre :**

MATIN :

Accueil par Monsieur le Professeur J. WAUTIER, Organisateur du Congrès.
Bienvenue par Monsieur le Professeur L. DAVID, Directeur de l'U.E.R. des Sciences de la Nature.
Ouverture du Congrès par Monsieur le Professeur P. LUBET, Président de la S.F.M.
Séance de communications - Président de séance : J. JOOSSE (Amsterdam).
Communications de : A. GUYARD, Mme C. FERAL, M. MASSON, Mme D. GAMULIN.

APRES-MIDI :

Séance de communications - Président de séance : J.J. VAN MOL (Bruxelles).
Communications de : W. STREIFF, P. LE GALL, J. WAUTIER et Mme J. TACHET.
Colloque de Neuro-anatomie et neuro-cytologie - Président de séance : J. TARDY (La Rochelle).
Communications de : Mme S. LE GALL, A. GUYARD, R. CATANIA et Mme S. LE GALL.

**Mercredi 5 septembre :**

MATIN :

Colloque de Neuro-anatomie et Neuro-cytologie - Président de séance : W. STREIFF (Caen).
Rapports de : H.H. BOER, J. JOOSSE, Mme N. DHAINAUT et G. NICAISE.

APRES-MIDI :

Colloque de Neuro-anatomie et Neuro-cytologie - Président de séance : H. H. BOER (Amsterdam).
Rapports de : J. REGONDAUD, P. BRISSON et M. de LARAMBERGUE (présenté par P. BRISSON), J.J. VAN MOL, J. TARDY.
Discussion générale sur la neuro-sécrétion.

SOIREE :

Visite du Vieux Lyon.

**Jeudi 6 septembre :**

MATIN :

Séances de communications.

1ère partie - Président de séance : P. LUBET (Caen).
Communications de : Mlle M. RICHARDOT, R.ROBERTSON, H.VERINE, J.P.HEROLD, A.LUCAS.

2ème partie - Président de séance : R. ROBERTSON (Philadelphie).
Communications de : Mme C. GUYOMARC'H-COUSIN, H. CHEVALLIER (présentée par A. LUCAS), Mlle P. HOUTTEVILLE.

APRES-MIDI :

Colloque de Malacologie des milieux saumâtres fossiles et actuels.

Président de séance : Mme G. TERMIER (Paris).

Introduction de G. TRUC (Lyon).

Rapports de P. ELOUARD, M. MONTEILLET, J.C. PLAZIAT, Mme J. ZAOUALI, Mlle J. ARCHAMBAULT.

Communications de : Mme G. TERMIER et H. TERMIER, L. CHAIX.

Discussion générale sur les eaux saumâtres (animateur : G. TRUC).

**Vendredi 7 septembre :**

Excursion en Dombes.

Banquet à «l'Hostellerie du vieux Pérouges» à Pérouges (Ain).

Retour à Lyon.

Clôture du Congrès par Monsieur le Professeur P. LUBET, Président de la S.F.M.

## 2ème CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE
## LYON, 3-8 septembre 1973

### LISTE DES PARTICIPANTS

ARCHAMBAULT J. (Mlle). - Laboratoire de Paléontologie, Bâtiment 504, Université de PARIS XI, 91425 ORSAY.

BIGLER J. (Mme). - Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay, 91405 ORSAY.

BOER H. - Biological Laboratory, Free University, B.P. 7161, AMSTERDAM, Hollande.

BRISSON P. - Laboratoire de Zoologie, Avenue du Recteur Pineau - 86022 POITIERS.

CATANIA R. - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-SUR-MER.

CHAIX L. - Département d'Anthropologie - 12, rue Revilliod - 1227 Acacias-GENEVE (Suisse).

DHAINAUT N. (Mme). - Laboratoire de Biologie animale, Université des Sciences et Techniques de Lille-59650 VILLENEUVE D'ASCQ.

ELOUARD P. - Université Cl. Bernard, Département de Géologie - 43, Bd. du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

FERAL C. (Mme). - Laboratoire de Zoologie, Université de Caen - 14000 CAEN.

FRENKIEL Eliane (Mme) - ALGER.

GAILLARD J. - Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie, Muséum Histoire Naturelle - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS.

GAMULIN D. (Mme). - Université Cl. Bernard, Département de Biologie animale et Zoologie - 43, Bd. du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

GODAN D. (Mme). - Institut für Zoologie, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschatf der Bundesrepublik Deutschland, Königin-Luisestrasse 19, 1 BERLIN 33.

GRANDIN de l'EPREVIER L. - Nérigny - 18390 SAINT-GERMAIN-DU-PUY.

GRIFFOND B. (Mme). - Laboratoire de Zoologie, Université, Place Leclerc - 25030 BESANCON.

GUYARD A. - U.E.R. Sciences, B.P. 601 - 97200 FORT-DE-FRANCE.

GUYOMARC'H-COUSIN C. (Mme). - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-SUR-MER.

HEROLD J.P. - Laboratoire de Physiologie animale, Université La Bouloir - 25000 BESANCON.

HOUTTEVILLE P. (Mlle). - Laboratoire de Zoologie, Université de Caen - 14000 CAEN.

JOLY B. - 8, rue de Garambault - 45190 BEAUGENCY.

JOOSSE J. - B.P. 7161, Urije Universiteit - AMSTERDAM.

LAPIERRE F. - Laboratoire de Paléontologie des Invertébrés - 4, Place Jussieu - 75230 PARIS CEDEX 05.

LE BRETON J. - Laboratoire d'Endocrinologie, U.E.R. des Sciences de la Vie, Université de Caen, 14000 CAEN.

LE GALL S. (Mme). - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-SUR-MER.

LE GALL P. - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-SUR-MER.

LUBET P. - Laboratoire de Zoologie, U.E.R. des Sciences de la Vie, Université - rue du Gaillon - 14000 CAEN.

LUCAS A. - Faculté des Sciences de Brest - 29283 BREST CEDEX.

MASSON M. - Laboratoire Maritime - 14530 LUC-SUR-MER.

MONTEILLET J. - SAINT-LOUIS (Sénégal).

NICAISE G. - Université Cl. Bernard, Département de Biologie Animale et Zoologie – 43, Boulevard du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

PAJAUD D. - Université de Paris VI, Collections de Paléontologie - 4, Place Jussieu - 75230 PARIS CEDEX 05.

PERREAU M. - Laboratoire de Géologie I, Université Paris VI, Tours 14-15 - 11, Quai Saint-Bernard - 75005 PARIS.

PLAZIAT J.C. - Laboratoire de Géologie structurale, Bât. 504, Faculté des Sciences, Université Paris-Sud - 91000 ORSAY.

REGONDAUD J. - Laboratoire Zoologie - 40, avenue Recteur Pineau - 81022 POITIERS.

RICHARDOT M. (Mlle). - Université Cl. Bernard, Département de Biologie animale et Zoologie - 43, Bd. du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

ROBERTSON R. - Academy of Natural Sciences Nineteeth and the Parkway Philadelphia, PA 19103 U.S.A.

STREIFF W. - Laboratoire d'Endocrinologie, d'Embryologie expérimentale, U.E.R. des Sciences de la Vie, Université de Caen - 14000 CAEN.

TACHET J. (Mme). - Université Cl. Bernard, Département de Biologie animale et Zoologie - 43, Boulevard du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

TARDY J. - Département de Biologie appliquée, I.U.T., B.P. 536 - 17000 LA ROCHELLE.

TERMIER H. - Département de Géologie structurale, U.E.R. Sciences de la Terre, Université Paris VI, Tour 26 - 11, Quai Saint-Bernard - 75005 PARIS.

TERMIER G. (Mme). - Département de Géologie structurale, U.E.R. Sciences de la Terre, Université Paris VI, Tour 26 - 11, Quai Saint-Bernard - 75005 PARIS.

TESTUD A.M. (Mlle). - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS.

TRUC G. - Université Cl. Bernard, Département de Géologie - 43, Boulevard du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

VAN MOL J.J.- Laboratoire de Zoologie systématique, Université libre de Bruxelles - Avenue Roosevelt 50, 1050 BRUXELLES.

VERINE H. - Unité de Recherche de Pathologie digestive - 46, Chemin de la Gaye - 13009 MARSEILLE.

VICENTE N. - Laboratoire de Biologie Marine, Université de Provence, Traverse de la Barasse, St-Jérôme - 13013 MARSEILLE.

WAUTIER J. - Université Cl. Bernard, Département de Biologie animale et Zoologie - 43, Boulevard du 11 Novembre 1918 - 69621 VILLEURBANNE.

ZAOUALI J. (Mme). - 15, rue Mourouj, El Menzah près Tunis (Tunisie).

# DONNEES HISTOLOGIQUES ET ULTRASTRUCTURALES DES CELLULES NEUROSECRETRICES ET DES ORGANES ENDOCRINES DES GASTEROPODES PULMONES (1)

par H.H. BOER (2)


## RESUME

L'auteur décrit les différents types de cellules sécrétrices dans le tissu nerveux des Gastéropodes Pulmonés (cerveau et dans différents organes endocrines (glande cérébrale, tentacule optique, corps dorsal).

## SUMMARY

Different types of secretory cells are described in the nervous system of Pulmonates (neurosecretory cells of the brain) and in different endocrine organs (cerebral gland, optic tentacle, dorsal bodies).


* * * *

Il existe chez les Gastéropodes Pulmonés un certain nombre de cellules et d'organes dont on suppose une fonction endocrine (cf. BOER et JOOSSE, 1974).

## I - LA NEUROSECRETION

Dans les ganglions du système nerveux central on rencontre de nombreux types de cellules neurosécrétrices. La substance neurosécrétrice qui se compose de granules élémentaires (diamètre 1000-3000 Å), est déversée dans le sang par exocytose au niveau des zones neurohaemales qui sont localisées aussi bien dans la périphérie de certains nerfs et connectifs que dans la commissure intercérébrale.

Bien qu'il ait été trouvé chez les Stylommatophores des cellules neurosécrétrices dans plusieurs ganglions, seules les zones neurohaemales des cellules mesocérébrales du ganglion cérébroïde sont connues. La situation chez les Bassommatophores est mieux précisée spécialement chez **Lymnaea stagnalis.** A l'aide des colorations au bleu et jaune d'alcian et à la pholxine il a été trouvé dans les ganglions du système nerveux central au moins 10 types de cellules neurosécrétrices chez cette espèce (fig. 1). L'ultrastructure et la localisation des zones neurohaemales de la plupart de cellules ont été bien étudiées (WENDELAAR BONGA, 1970).

Il a été possible de mesurer quantitativement au microscope électronique, la synthèse et le déversement de la substance neurosécrétrice de plusieurs types de ces cellules de **L. stagnalis.** L'attention a été spécialement portée sur les cellules "vert foncé" des ganglions pleuraux et pariétaux.

---

(1) Les résultats seront publiés amplement par Boer et Joosse dans «The Pulmonata» (éd. V.Fretter), Acad. Press, Oxford, 1974.

(2) Laboratoire de Biologie, Université Libre, Amsterdam, Pays-Bas.

L'hypothèse que ces cellules produisent une hormone diurétique a été confirmée : la synthèse aussi bien que le déversement de la substance neurosécrétrice de ces cellules augmentent lorsque la production d'urine est stimulée expérimentalement et diminue chez les animaux ayant une faible production d'urine (WENDELAAR BONGA, 1971). Les résultats des expériences de greffe ont démontré que probablement l'activité des cellules "vert foncé" est régularisée humoralement (ROUBOS, 1973).

## II - LA GLANDE CEREBRALE

Dans le procérébrum (lobe latéral chez les Basommatophores) il existe un ou plusieurs follicules épithéliaux. Différentes fonctions ont été attribuées à cette "glande cérébrale" (organe sensoriel, endocrine ou neurohaemal). Les données histochimiques et ultrastructurales rendent la fonction d'organe neurohaemal improbable. Il est difficile de choisir entre les deux autres fonctions proposées.

## III - LE TENTACULE OPTIQUE

Il y a des données expérimentales suggérant que le tentacule optique des Stylommatophores produit une hormone gonadotrophique. Cependant, l'histologie n'a pas réussi à localiser la source de l'hormone.

## IV - LE CORPS DORSAL

Le corps dorsal est un organe endocrine produisant une hormone gonatrophique. L'organe est associé au ganglion cérébroïde. Au début, l'hypothèse a été posée qu'il existerait des contacts morphologiques entre des cellules neurosécrétrices et le corps dorsal, indiquant que le corps dorsal est un organe neurohaemal, ou bien que l'activité de ces organes est régularisée par des cellules neurosécrétrices. Cette hypothèse n'a pas été confirmée par les données histochimiques et ultrastructurales. Apparemment l'hormone du corps dorsal est liée à de petites granules (diamètre 700-900 Å).

## V - LA GONADE

Bien qu'il existe plusieurs données expérimentales indiquant que la gonade produit une ou plusieurs hormones, il n'a pas été possible de le démontrer histologiquement et on ne sait encore la nature des cellules responsables de la production de ces substances.

* * * *

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOER H.H. et JOOSSE J., 1974. - Endocrinology of the Pulmonata In : The Pulmonata (ed. V. Fretter). Acad. Press, Oxford.

ROUBOS E.W., 1973. - Regulation of neurosecretory activity in the freshwater pulmonate **Lymnaea stagnalis** (L.). A quantitative electron microscopical study. Z. Zellforsch (dans la presse).

WENDELAAR BONGA S.E., 1970. - Ultrastructure and histochemistry of neurosecretory cells and neurohaemal areas in the pond snail **Lymnaea stagnalis** (L.). Z. Zellforsch. 108, 109-224.

WENDELAAR BONGA S.E., 1971. - Osmotically induced changes in the activity of neurosecretory cells located in the pleural ganglia of the freshwater snail **Lymnaea stagnalis** (L.), studied by quantitative electron microscopy. Neth. J. Zool. 21, 127-158.

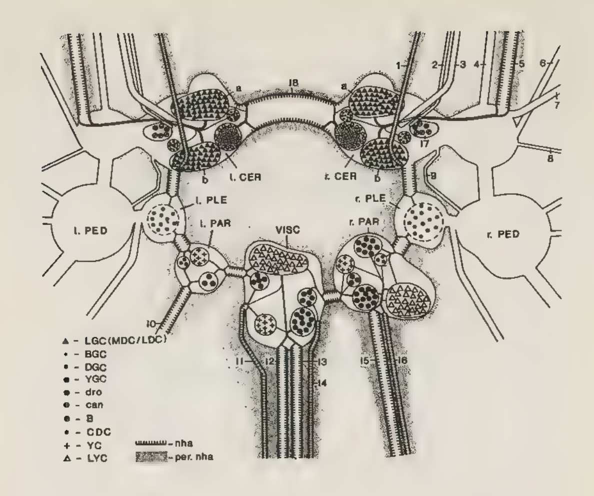



Fig. 1 :

Schéma indiquant la localisation des cellules neurosécrétrices et des zones neurohaemales (nha, per. nha) dans le système nerveux central de Lymnaea stagnalis. Les ganglions pédieux (PED) et les parties ventrales des ganglions cérébroïdes (CER) sont rabattus. Les corps dorsaux ne sont pas indiqués. PLE, ganglions pleuraux; PAR, ganglions pariétaux; VISC, ganglion viscéral; LGC, cellules « vert-clair »; MDC, cellules médio-dorsales (a); LDC, cellules latéro-dorsales (b); BGC, cellules « vert-intense »; DGC, cellules « vert-foncé »; YGC, cellules « jaune-vert »; dro, cellules à gouttes; can, cellule « canapé »; B, cellules-B; CDC, cellules caudo-dorsales; YC, cellules « jaune »; LYC, cellules « jaune-clair »; 1, nervus nuchalis; 2, n. opticus; 3, n. tentacularis; 4, n. fronto-labialis superior; 5, n. labialis medius; 6, connectif cérébro-buccal; 7, n. penis; 8, commisure sub-cérébrale; 9, n. staticus; 10, n. pallialis sinister; 11, n. cutaneus pallialis; 12, n. analis; 13, n. intestinalis; 14, n. pallialis dexter internus; 16, n. pallialis dexter externus; 17, lobe latéral (la glande cérébrale n'est pas indiquée); 18, commissure inter-cérébrale (Après WENDELAAR BONGA, 1970).

# DONNEES MORPHOLOGIQUES ET CYTOCHIMIQUES SUR LES NEUROMEDIATEURS PRESUMES CHEZ LES ANNELIDES ET LES MOLLUSQUES

par Nicole DHAINAUT-COURTOIS (1) et Ghislain NICAISE (2)

## RESUME

Les principales données morphologiques et cytochimiques relatives aux neuromédiateurs chez les Annélides et les Mollusques sont récapitulées. Plusieurs similitudes sont notées, bien que ces points de ressemblance ne permettent pas de singulariser les deux embranchements choisis par rapport aux autres groupes zoologiques. Cependant les neurones géants identifiables des Annélides et des Mollusques constituent un matériel privilégié pour l'étude cytologique de la neuromédiation.

L'acétylcholine apparaît liée à de petites vésicules claires mais certaines terminaisons nerveuses à vésicules claires ne contiennent pas d'acétylcholine. De même, la 5-hydroxytryptamine serait stockée dans des vésicules à contenu dense d'environ 1000 Å de diamètre, mais certains neurones semblent contenir des vésicules morphologiquement comparables qui seraient non-sérotoninergiques. Chaque neuromédiateur pourrait ainsi correspondre à un type morphologique de vésicule alors que la réciproque n'est pas vraie (dans l'état actuel des connaissances).

La présence fréquente de catégories morphologiques différentes de vésicules dans une même terminaison nerveuse pose le problème de la pluralité possible des neuromédiateurs dans un même neurone.

## SUMMARY

The main morphological and cytochemical data concerning the neurotransmitters in annelids and molluscs are reviewed. Several similarities are emphasized though these analogies do not allow to distinguish the two investigated groups from other phyla. However the giant identified neurons of annelids and molluscs provide exceptional models for the cytological study of neurotransmission.

Acetylcholine appears to be bound to small clear vesicles but some clear vesicle - containing nerve endings do not contain acetylcholine. 5-hydroxytryptamin would be stored in dense cored vesicles of 1000 Å average diameter but some non serotoninergic neurons appear to contain morphologically similar vesicles. Every neurotransmitter could thus be localized in a given morphological type of vesicle while so far the reverse is not true.

The frequent occurence of distinct morphological categories of vesicles within the same nerve ending raises the question of the possible plurality of neurotransmitters in a single neuron.

---

(1) Laboratoire de Biologie Animale, Université des Sciences et Techniques de Lille et Centre de recherches sur la cellule. Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 148 - Endocrinologie des Invertébrés - B.P. 36 - 59650 VILLENEUVE D'ASCQ.

(2) Laboratoire d'Histologie et Biologie Tissulaire, Université Claude-Bernard - 69621 VILLEURBANNE.

## I - INTRODUCTION

Depuis la découverte des vésicules synaptiques qui fournissaient un support morphologique aux observations faites sur la plaque motrice des Vertébrés (potentiels miniatures et libération d'acétylcholine par quanta), on a observé dans les neurones d'autres formes d'inclusions vésiculaires, particulièrement abondantes au niveau des synapses. Dans le même temps, d'autres substances que l'acétylcholine, telles que les monoamines et plus tard les acides aminés étaient proposés comme médiateurs des synapses chimiques. Cependant la corrélation entre l'aspect des vésicules et la présence d'un neuromédiateur donné est rarement établie d'une manière définitive.

Dans la mesure où la plupart des neuromédiateurs se retrouvent dans toute la série animale, il semble utile de comparer les inclusions vésiculaires synaptiques d'un groupe zoologique à l'autre. Les Annélides et les Mollusques sont deux embranchements apparentés qui ont fourni plusieurs modèles de choix pour la neurobiologie à cause de leurs fibres nerveuses et neurones géants et de la simplicité relative de leur organisation. Les deux seuls autres embranchements sur lesquels on possède autant ou plus de données sont les Arthropodes et, évidemment, les Vertébrés.

## II - DONNEES MORPHOLOGIQUES

### 1) VESICULES A CENTRE CLAIR, DE TAILLE INFERIEURE A 800 Å

Peu d'auteurs distinguent plusieurs types morphologiques à l'intérieur de cette catégorie de vésicules souvent comparées aux vésicules synaptiques des Vertébrés. Le travail le plus précis sur ce point est probablement celui de FROESCH et MARTIN (1972), qui différencient quatre types de vésicules dans le système des fibres géantes du Calmar :

- de 300 à 550 Å (moyenne 430), forme arrondie (synapses a et e des auteurs),
- de 400 à 650 Å (moyenne 512), forme aplatie (synapse b),
- de 450 à 650 Å (moyenne 544), forme arrondie (synapse d),
- de 450 à 1000 Å (moyenne 691), forme irrégulière, parfois aplatie (synapse c).

La seule donnée que l'on possède sur les neuromédiateurs de ces synapses est que le troisième type vésiculaire (544 Å) n'est probablement pas associé à une transmission cholinergique (MILEDI, in FROESCH et MARTIN, 1972). Si l'on essaye de spéculer à partir des données de la littérature relatives aux Vertébrés, le seul autre type vésiculaire de ce système qui ressemble aux vésicules synaptiques à acétylcholine est le premier cycle (430 Å). Le deuxième type (512 Å) évoque plutôt les vésicules aplaties associées chez les Vertébrés à une neurotransmission par acides aminés. Il faut noter cependant que l'aplatissement des vésicules est un artefact qui est reproductible dans certaines conditions mais n'est pas forcément provoqué par toutes les fixations ; inversement, on peut obtenir l'aplatissement de plusieurs types différents de vésicules, probablement en provoquant une vidange plus ou moins complète du contenu (voir DUFY et MARKESBERY, 1970 ; KORNELIUSSEN, 1972).

Dans le ganglion pleural de l'Aplysie (JOURDAN, 1972) on retrouve trois types de vésicules à centre clair mais qui sont difficilement superposables à ceux décrits chez le Calmar

- de 500 à 540 Å (moyenne 520), forme arrondie, parfois aplatie,
- de 580 à 700 Å (moyenne 640), forme arrondie,
- de 740 à 820 Å (moyenne 800), forme arrondie.

Le premier de ces types vésiculaires est peut-être comparable au deuxième type décrit par FROESCH et MARTIN chez le Calmar. Le deuxième type de JOURDAN caractérise la grande majorité des synapses du ganglion pleural de l'Aplysie ; il est, pour cette raison, supposé lié à la médiation cholinergique. Enfin, le troisième type est assimilé par l'auteur à la forme dégranulée d'une catégorie de vésicules contenant normalement un granule central (voir plus loin 2).

Il est possible de supposer que chez le Calmar et l'Aplysie les vésicules d'acétylcholine ont respectivement un diamètre moyen de 430 Å et de 640 Å puisque chez les Vertébrés les valeurs sont aussi très variables : 300-400 Å (avec une forme arrondie dans les conditions habituelles de fixation, parfois aplatie) pour la plaque motrice des Mammifères (voir COUTEAUX, 1960 ; KORNELIUSSEN, 1972) et 660 Å (1) (avec une forme arrondie) pour l'organe électrique de la Torpille (voir SHERIDAN et al., 1966).

---

(1) Ce chiffre représente le diamètre moyen des sections de vésicules. Les auteurs donnent également une valeur calculée du diamètre réel qui serait de 840 Å mais cette opération n'est généralement pas faite par les autres auteurs cités dans cet article.

On a même observé dans l'organe électrique d'une torpille brésilienne des vésicules synaptiques probablement cholinergiques de 800 Å de diamètre et contenant un petit granule dense (BOHAN *et al.*, 1973).

Dans les études faites sur les Mollusques et antérieures aux deux travaux déjà cités, les auteurs qui décrivent des vésicules claires n'en mentionnent qu'une catégorie, de diamètre variable, parfois faible (pour ne citer que quelques exemples pris uniquement chez les Gastéropodes pulmonés : 600 à 800 Å pour GERSCHENFELD 1963, 610 Å pour BARRANTES 1970, 500 à 600 Å pour BOGUSCH 1972, 250 à 300 Å pour NEWMAN *et al.*, 1968, 150 à 300 Å pour BENJAMIN et PEAT 1971) et ces auteurs comparent généralement de telles vésicules aux vésicules cholinergiques des Vertébrés. Ceci reste hypothétique puisque les études systématiques font apparaître plus d'une catégorie de vésicules claires et que dans la plupart des cas les données biochimiques et électrophysiologiques manquent totalement. Le seul neurone cholinergique identifié avec une quasi-certitude aussi bien pour les Mollusques que pour les Annélides est à notre connaissance, le neurone géant (R2) de l'Aplysie dont les terminaisons contiennent des vésicules claires de 400 à 600 Å de diamètre (selon FRAZIER *et al.*, 1967) mais, même dans ce cas, une étude statistique de la population vésiculaire de R2 reste à faire.

Les données relatives aux Annélides sont quelque peu comparables. TULSI et COGGESHALL, (1971) signalent au niveau de jonctions neuro-musculaires de la sangsue de petites vésicules claires qui pourraient être associées au système cholinergique. Pour ROSENBLUTH (1972), les petites vésicules claires ayant 500 Å de diamètre et localisées aux jonctions neuro-musculaires des Oligochètes contiendraient de l'acétylcholine. Les travaux de DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG (1969), DHAINAUT-COURTOIS (1970, 1972), DHAINAUT-COURTOIS *et al.* (1972), DHAINAUT-COURTOIS et DHAINAUT (1972, 1973) rendent compte à la fois des données morphologiques et cytochimiques concernant les terminaisons nerveuses situées dans le système nerveux central ou au niveau des jonctions neuro-musculaires des Polychètes **Nereidae**. Plusieurs catégories de petites vésicules claires (dont certaines irrégulières ou aplaties) ont été observées, mais, jusqu'à présent, aucun critère cytochimique n'a permis d'en faire la distinction. Il paraît important de rappeler qu'il semble bien que la plupart, sinon toutes les terminaisons axonales contenant de nombreuses petites vésicules claires se caractérisent d'une part par l'accumulation de certaines de ces vésicules (sous un aspect moruliforme) en des points synaptiques actifs, d'autre part par la présence de vésicules à contenu dense aux électrons ayant respectivement environ 1000 Å de diamètre ou plus de 1300 Å (catégories Va ou Ca ; Vb ou Cb ; DHAINAUT-COURTOIS, 1967, 1968). Les résultats obtenus par les techniques histochimiques pour la détection de l'acétylcholinestérase et la méthode d'autoradiographie à haute résolution pour la 5-hydroxytryptamine (5-HT) et l'acide gamma-aminobutyrique (GABA) laissent envisager que les petites vésicules claires (au moins celles qui sont situées aux points actifs) contiennent de l'acétylcholine (ACh).

Actuellement rien n'interdit de penser que, pour une espèce animale donnée, la taille moyenne des vésicules associées à un médiateur donné, comme l'ACh, est constante d'un neurone à l'autre. Il est probable que des médiateurs autres que l'ACh sont également associés à des vésicules claires. Cependant les données en faveur de cette hypothèse sont essentiellement morphologiques.

2) VESICULES A CENTRE DENSE, DE TAILLE GENERALEMENT INFERIEURE A 900 Å

Cette catégorie de vésicules a été décrite dès les premiers travaux de microscopie électronique, ROSENBLUTH (1963) par exemple, signale que les vésicules présentes dans le neuropile du ganglion viscéral de l'Aplysie ont le diamètre des vésicules synaptiques de Vertébrés et possèdent souvent un centre "osmiophile" qui les fait ressembler aux vésicules à noradrénaline de l'épiphyse des Vertébrés.

Ces vésicules correspondent au moins pour partie aux "dense synaptic vesicles" de GERSCHENFELD (1963) (800 à 1100 Å), mais la plupart des données ultérieures sont nettement inférieures ; on relève chez divers Mollusques 750 Å (SIMPSON *et al.*, 1966 ; BRINK et BOER, 1967), 500 à 800 Å (COTTRELL, 1968), 855 Å (BARRANTES, 1970), 500 à 900 Å (GORMAN et MIROLLI, 1970) 840 Å (FROESCH, 1972), 600 à 700 Å (BOGUSCH, 1972), 820 Å (JOURDAN, 1972). De telles vésicules existent également dans les terminaisons nerveuses, Va ou Ca en particulier (cf. 1) des Polychètes **Nereidae** ; elles sont toutefois toujours réparties parmi d'autres types de vésicules et DHAINAUT-COURTOIS considère qu'elle ne possède pas d'argument lui permettant d'associer ce type de vésicules au système catécholaminergique. La seule donnée relative à la localisation ultrastructurale

des catécholamines chez les Annélides a été obtenue par MYRHBERG (1972) chez **Lumbricus terrestris**, après fixation par le permanganate de potassium ; il apparaît que de petites vésicules (300 à 500 Å) dont le centre est dense après le mode de fixation utilisé sont vraisemblablement impliquées dans le stockage de certaines monoamines.

Il n'est évidemment pas établi que toutes les vésicules à centre dense de moins de 900 Å contiennent le même neuromédiateur. Cependant les hypothèses des auteurs concordent pour en faire le support d'une catécholamine ou au moins d'une monoamine biogène. Par ailleurs les données expérimentales suggèrent que, dans certains cas au moins, il s'agit de la dopamine qui est la seule catécholamine présente chez les Lamellibranches et les Gastéropodes (voir COTTRELL, 1968) et la plus répandue chez les Annélides (voir WELSH et MOORHEAD, 1960 ; MANARANCHE et L'HERMITE, 1973).

3) VESICULES A CONTENU DENSE, DE TAILLE MOYENNE AVOISINANT 1000 Å

Dans de nombreux travaux relatifs à la classification des différents types de vésicules synaptiques cette catégorie morphologique de vésicules est comparée ou assimilée aux vésicules ou "granules élémentaires" de neurosécrétion.

Plusieurs arguments permettent de distinguer cette catégorie de vésicules :

- leur taille est inférieure à celle des vésicules de neurosécrétion identifiées comme telles. Chez les Gastéropodes par exemple, elle est en moyenne selon les auteurs de 1100 Å dans le lobe latéral du ganglion cérébral de la Lymnée (BRINK et BOER, 1967), de 1000 Å (ROGERS, 1969) ou 1300 Å (BOGUSCH, 1972) aux jonctions neuromusculaires d'**Helix**, de 1190 Å aux jonctions neuromusculaires de **Vaginula** (BARRANTES, 1970) et de 1080 Å dans le ganglion pleural de l'Aplysie (JOURDAN, 1972). Chez les Annélides elle est généralement voisine de 1000 Å, dans les cellules de Retzius de la Sangsue (RUDE **et al.**, 1969 ; COGGESHALL, 1972), aux jonctions neuro-musculaires de la Sangsue (TULSI et COGGESHALL, 1971) et du Lombric (ROSENBLUTH, 1972), dans les fibres de type Va ou Ca du neuropile et des jonctions neuro-musculaires des Polychètes **Nereidae** (DHAINAUT-COURTOIS, 1967, 1968, 1972), enfin une taille moyenne de 1125 Å est signalée par HAGADORN **et al.**, (1963) dans les neurones de type 2 de la sangsue.

- On peut, dans certains cas, en observer des accumulations au niveau de contacts cellulaires différenciés de type synaptique, ce qui suggère qu'elles contiennent un neuromédiateur. Les vésicules granulaires de taille supérieure n'ont par contre été observées dans les terminaisons synaptiques qu'en très petit nombre et loin de la membrane présynaptique. La neurosécrétion est classiquement libérée au niveau d'aires neuro-hémales ou de zones conjonctives. Il est néanmoins possible que des synapses "peptidergiques" (selon l'expression de BARGMANN **et al.**, 1967) existent chez les Annélides et les Mollusques comme chez les Vertébrés.

- Dans certains cas enfin cette catégorie morphologique de vésicules a pu être associée à la présence de 5-HT, ce qui n'est le cas pour aucune autre catégorie (voir COTTRELL et OSBORNE, 1970 ; JOURDAN et NICAISE, 1970 ; PENTREATH et COTTRELL, 1972 ; WEINREICH **et al.**, 1973 ; pour les Mollusques et RUDE **et al.**, 1969 ; COGGESHALL, 1972 pour les Annélides).

Il faut noter que des vésicules morphologiquement identiques semblent contenir de la 5-HT dans certains neurones et pas dans d'autres (voir BERRY et COTTRELL, 1970 ; JOURDAN, 1972 ; DHAINAUT-COURTOIS et DHAINAUT, 1972, 1973). D'autre part FROESCH (1972) a décrit chez le Poulpe un type de vésicules fort semblable mais de diamètre nettement inférieur (800 Å) : le contenu en est inconnu. Enfin le contenu dense des vésicules apparaît irrégulier ou excentré dans les cellules géantes de Retzius de la Sangsue (RUDE **et al.**, 1969) ou les cellules métacérébrales géantes de **Limax** (COTTRELL et OSBORNE, 1970), alors qu'il est régulièrement centré chez l'Aplysie (JOURDAN et NICAISE, 1970).

4) GRANDES VESICULES A CONTENU IRREGULIEREMENT DENSE (DOMINANTE CLAIRE).

Cette catégorie morphologique forme indiscutablement l'essentiel de la population vésiculaire observée au niveau de certains contacts de type synaptique. La variabilité du diamètre est assez grande : 1000 à 3000 Å dans les fractions de ganglions de **Mercenaria** (COTTRELL et MASER, 1967), 1200 à 2000 Å (JOURDAN et NICAISE, 1971) ou 800 à 1500 Å (JOURDAN, 1972) dans le neuropile de ganglion d'Aplysie, 1500 Å dans l'innervation périphérique d'**Helix** (BOGUSCH, 1972), plus de 1 300 Å dans les fibres de type Vb ou Cb des Polychètes **Nereidae** (DHAINAUT-COURTOIS, 1967, 1968, 1972 ; DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969).

Le neuromédiateur éventuellement associé à cette catégorie de vésicules n'a pas été identifié par une méthode cytochimique ou biochimique précise. Selon COTTRELL et MASER (1967) l'étude biochimique des fractions vésiculaires isolées par centrifugation permet de penser que cette catégorie serait associée à la substance X cardioexcitatrice de KERKUT et LAVERACK (1960).

On peut dire que ces grandes vésicules ne constituent probablement pas plus que les précédentes une catégorie fonctionnelle homogène et les quelques exemples cités ne forment même pas une catégorie morphologique vraiment homogène.

#### 5) VESICULES OU «GRANULES ELEMENTAIRES» DE NEUROSECRETION

Ces inclusions sont à elles seules l'objet d'une littérature si abondante qu'elles justifieraient une étude séparée (voir à ce sujet les autres rapports de ce colloque).

Les seules méthodes cytochimiques couramment utilisées sont essentiellement basées sur la détection en microscopie photonique des groupements -S-S- et -SH de la cystéine et de la cystine par oxydation permanganique, ce qui donne des groupements sulfoniques acides, donc basophiles et colorables par l'hématoxyline-chromique de GOMORI ou la fuchsine paraldéhyde de GABE. Les produits de neurosécrétion de divers embranchements contiennent fréquemment ces acides aminés soufrés mais ce type de méthode (GOMORI, GABE) ne révèle pas seulement des produits de neurosécrétion : il met aussi en évidence des lysosomes, des plages de glycogène ou d'autres inclusions (voir SIMPSON *et al.*, 1966). On sait d'autre part que certains produits de neurosécrétion ne sont pas révélés par ces méthodes (voir BERN, 1966).

Il n'est donc pas étonnant que les neurones fuchsinophiles examinés au microscope électronique montrent des types vésiculaires divers : ce peuvent être des vésicules de la deuxième catégorie (750 à 800 Å, à centre dense - voir SIMPSON, 1969), de la troisième catégorie (700 à 1500 Å dans les "droplet cells" de *Lymnaea* (voir BRINK et BOER, 1967) aussi bien que des vésicules de taille plus grande analogues à celles du système neurosécrétoire hypothalamo-hypophysaire des Vertébrés.

Les neurones dont l'activité neurosécrétoire et la nature polypeptidique du produit de sécrétion ont été démontrés chez l'Aplysie (voir références dans KUPFERMAN, 1972) contiennent par contre des vésicules granulaires de 1500 à 2500 Å (FRAZIER *et al.*, 1967) pouvant atteindre 4000 Å (COGGESHALL *et al.*, 1966) très semblables aux granules de neurosécrétion des Vertébrés. Il semble en être de même chez les Annélides ; chez les Polychètes *Nereidae* par exemple où l'on a reporté deux catégories de cellules neurosécrétrices l'aspect et le diamètre des granules sont caractéristiques de chaque type cellulaire, mais varient aussi en fonction de l'âge de l'animal, de 1300 à 2000 Å (DHAINAUT-COURTOIS, 1968, 1970).

## III - DONNEES CYTOCHIMIQUES

#### 1) ACIDES AMINES

Les acides aminés sont des neuromédiateurs possibles dans le système nerveux des Annélides et des Mollusques, en particulier le GABA pour les Annélides (jonction neuromusculaire inhibitrice) et le glutamate pour les Mollusques (voir la revue de GERSCHENFELD, 1973). On ne connaît pas pour le moment de jonction neuro-musculaire inhibitrice chez les Mollusques.

La seule méthode cytochimique actuellement disponible est l'autoradiographie après incorporation d'acides aminés marqués : cette méthode n'a pour le moment été employée que chez les Annélides, avec l'utilisation de GABA tritié (DHAINAUT-COURTOIS *et al.*, 1972 ; DHAINAUT-COURTOIS et DHAINAUT, 1972, 1973). Le marquage observé au niveau des terminaisons nerveuses des *Nereidae* ne permet pas d'établir une corrélation précise entre vésicules et acide aminé. Il semble néanmoins que la capture du GABA exogène soit réalisée d'une manière sélective par des fibres de type 5a ou 5 c (DHAINAUT-COURTOIS, 1967, 1968, 1970) c'est-à-dire contenant à la fois de nombreuses petites vésicules claires et quelques vésicules à contenu dense. Il est peut-être important de noter que les accumulations moruliformes de petites vésicules ne sont jamais marquées et que le GABA tritié n'est pas capté par toutes les fibres morphologiquement identiques - celles des jonctions neuromusculaires en particulier. Cette observation rappelle celle qu'ORKAND et KRAVITZ (1971) ont réalisé sur la jonction neuro-musculaire de *Homarus americanus* où pourtant le rôle inhibiteur du GABA est démontré.

2) ACETYLCHOLINE

L'acétylcholine est un neuromédiateur très probable chez les Annélides et les Mollusques (voir GERSCHENFELD, 1973). Il n'existe pas de méthode cytochimique pour localiser cette substance et la méthode de localisation de l'enzyme de synthèse, la choline-acétyltransférase (voir BURT, 1971) n'a pas à notre connaissance été pratiquée sur les Annélides ou les Mollusques. La méthode biochimique, beaucoup plus sûre, a pu être appliquée à des neurones identifiés, isolés par dissection ; ceci revient pratiquement à une localisation cytochimique. Ainsi deux écoles différentes ont pu montrer la présence de choline-acétyltransférase dans trois neurones géants de l'Aplysie (voir Mc CAMAN et DEWHURST, 1970 ; GILLER et SCHWARTZ, 1971 a). Le même type d'étude a également été mené à bien avec certains neurones de la chaîne ganglionnaire de la Sangsue (COGGESHALL et al., 1972).

La seule méthode proprement dytochimique qui soit largement utilisée pour étudier l'acétylcholine reste la localisation de l'enzyme destructeur, l'acétylcholinestérase. Une revue des résultats obtenus avec cette méthode sur les ganglions et le système nerveux périphérique de Mollusques a été publiée récemment (voir NICAISE, 1972 ou NICAISE, 1973). Pour les Annélides Oligochètes et Polychètes, il est possible de citer les travaux de VIGH-TEICHMAN et GOSLAR (1969), TERAVAINEN (1969), WELSCH et STORCH (1970), DHAINAUT-COURTOIS et DHAINAUT (1972, 1973).

Il ressort des données recueillies chez les Annélides et les Mollusques qu'une bonne partie de l'activité enzymatique est située dans la glie, autour des péricaryons neuroniques en particulier. Il est peu probable que cette localisation soit en rapport direct avec la neuromédiation cholinergique. Cependant une certaine activité peut être détectée cytochimiquement dans le neuropile. NEWMAN et al. (1969) ont même observé en microscopie électronique une activité cholinestérasique localisée aux membranes synaptiques ; il est troublant de constater que cette activité accompagne soit des vésicules synaptiques de 250 Å qui, selon l'avis des auteurs eux-mêmes, pourraient bien contenir du glutamate, soit, pour d'autres synapses, des vésicules de 800 à 1000 Å qui contiennent très probablement des monoamines (elles sont sensibles à la réserpine et réagissent positivement à la réaction chromaffine). Si l'on suppose que ces cholinestérases sont liées au métabolisme de l'acétylcholine, on peut interpréter ces images comme l'indice d'une participation de l'ACh à la libération de médiateurs non cholinergiques, ce qui n'a rien d'impossible (voir BURN et RAND, 1965 ; LOELLE, 1969). Il est aussi possible qu'il s'agisse d'un artéfact provoqué par les charges ioniques qui peuvent faire de l'espace intercellulaire synaptique un véritable piège pour les réactifs utilisés au cours de la réaction histochimique. Les résultats obtenus chez les Annélides *Nereidae* (DHAINAUT - COURTOIS et DHAINAUT, 1972, 1973) avec la méthode d'autoradiographie à haute résolution peuvent aussi laisser envisager que des substances telles que le GABA et la 5-HT existent dans des terminaisons cholinergiques.

Une étude plus systématique des cholinestérases synaptiques en microscopie électronique pourrait sans doute faire considérablement progresser cette question.

L'analyse biochimique de l'acétylcholinestérase au niveau des péricaryons de neurones identifiés de l'Aplysie n'a pas montré de différence entre les neurones présumés cholinergiques et les autres, mais il faut remarquer que tous les neurones examinés sont considérés comme cholinoceptifs (voir Mc CAMAN et DEWHURST, 1971 , GILLER et SCHWARTZ, 1971 b) ; il est d'ailleurs probable que ces auteurs n'ont pu se débarrasser par la dissection des cholinestérases liées aux membranes gliales.

3) MONOAMINES

La méthode d'histofluorescence (induite par le paraformaldéhyde) de FALCK et HILLARP (voir BJORKLUND et al., 1972) a été utilisée par de nombreux auteurs sur les Mollusques et les Annélides. On peut citer pour les Mollusques DAHL et al., 1966 ; Zs.-NAGY, 1967 ; KERKUT et al., 1967 a , SAKHAROV et Zs.-NAGY, 1968 ; SWEENEY, 1968 , SEDDEN et al., 1968 ; MARSDEN et KERKUT, 1970 ; OSBORNE et COTTRELL, 1971 ; JAEGER et al., 1971 ; BOGUSCH, 1972 ; BARDESSONO et al., 1972 ; NICAISE, 1972, et pour les Annélides MYHRBERG, 1965, 1967 ; CLARK, 1966 ; BIANCHI, 1967 , RUDE, 1966, 1969 ; KERKUT et al., 1967 b , EHINGER et al., 1968 ; MARSDEN et KERKUT, 1969 ; DHAINAUT-COURTOIS, 1970, 1972 ; EHINGER et MYHRBERG, 1971 ; MANARANCHE et L'HERMITE, 1973. Les résultats obtenus avec cette méthode sont relativement homogènes au niveau des ganglions : les péricaryons neuroniques apparaissent assez souvent jaunes (ce qui indique la présence de 5-HT) et la plupart des corps cellulaires à fluorescence verte (indiquant

la présence d'une catécholamine) sont situés dans les ganglions cérébroïdes. Dans le neuropile la fluorescence verte est prépondérante. Ceci suggère une organisation très précise des neurones sérotoninergiques ganglionnaires dont les terminaisons seraient essentiellement périphériques (à moins que la 5-HT des péricaryons ne soit pas un neuromédiateur) et qui recevraient des afférences catécholaminergiques en provenance de neurones dont les péricaryons seraient aussi surtout périphériques (ou cérébraux).

D'autre part, la découverte de neurones "jaune-vert" dont la fluorescence verte est mise en évidence par la disparition de la jaune (plus sensible aux U.V.) suggère qu'il pourrait y avoir dans les péricaryons de certains neurones la présence simultanée d'une catécholamine et de 5-HT (voir SWEENEY, 1968 ; SEDDEN *et al.*, 1968 ; JAEGER *et al.*, 1971).

En microscopie électronique, la méthode de WOOD (1966, 1967) qui est une adaptation de la réaction chromaffine permet de localiser toutes les monoamines après fixation par le glutaraldéhyde et la 5-HT seule si l'on inactive au préalable les catécholamines par le paraformaldéhyde.

Cette méthode a été appliquée avec succès au système nerveux central des Mollusques et ne révèle sur l'ensemble des préparations que le centre dense des inclusions vésiculaires que nous avons rangées dans les catégories 2 et 3. La technique destinée à mettre en évidence la 5-HT n'a pratiquement montré de précipité que sur le centre dense des vésicules de catégorie 3 (COTTRELL et OSBORNE, 1970 ; JOURDAN et NICAISE, 1970, 1972). Il faut signaler qu'en outre COTTRELL et OSBORNE (1970) signalent une réaction positive au niveau de lysosomes des mêmes cellules ; il est permis de penser qu'il s'agit là d'autophagosomes impliqués dans le turn-over des vésicules, comme cela a été proposé pour d'autres cellules sécrétrices.

La technique de WOOD pratiquée sur les cellules de Retzius de La Sangsue a permis à RUDE *et al.* (1969) de montrer que la 5-HT est probablement localisée dans des vésicules à centre dense de 1000 Å environ. Chez l'Oligochète *Eisenia foetida*, les résultats positifs enregistrés au niveau de la chaîne nerveuse (MARCEL et DHAINAUT-COURTOIS, inédit) laissent également envisager que des monoamines biogènes sont stockées dans des vésicules à contenu dense ayant généralement un diamètre voisin de 1000 Å mais pouvant atteindre 1300 Å.

En ce qui concerne les captures de 5-HT tritiée contrôlées par le procédé d'autoradiographie à haute résolution, celles-ci sont actuellement beaucoup plus facilement interprétables au niveau des péricaryons que des fibres ou terminaisons nerveuses. Selon COGGESHALL (1972), la 5-HT exogène semble bien être stockée dans les granules à cœur irrégulier et très dense aux électrons qui caractérisent les cellules de Retzius. Chez les Nereidae qu'il s'agisse de 5-HT ou de GABA, les marquages obtenus dans les terminaisons nerveuses sont très comparables à ceux que TAXI et GAUTRON (1969) ont décrit au niveau des jonctions neuro-musculaires du coeur de l'Aplysie. Le protocole permet de caractériser un type de terminaison mais non une catégorie de vésicules.

## IV - DISCUSSION

La revue sommaire que nous avons présentée fait ressortir la rareté et l'imprécision des études de populations vésiculaires synaptiques. Pour le moment, rien n'empêche de postuler que "chaque neuromédiateur est lié à un type de vésicules synaptiques caractérisable morphologiquement" (JOURDAN, 1972), ce qui ne veut pas dire que la réciproque soit vraie. Au contraire, plusieurs types de neuromédiateurs peuvent très probablement être contenus dans des vésicules d'apparence identique dans les conditions usuelles de fixation ; il est donc nécessaire de rechercher et utiliser les méthodes qui permettent de différencier les types vésiculaires (par exemple les méthodes qui aplatissent certains types de vésicules claires, ou l'utilisation du réactif de Maillet à l'osmium-iodure de zinc). De toute évidence, la meilleure différenciation est celle qui résulte de l'utilisation de méthodes cytochimiques permettant l'identification partielle ou définitive du neuromédiateur (par exemple la méthode de WOOD pour la 5-HT).

Ces études sont facilitées si elles s'appliquent à des neurones ou groupes de neurones identifiés et permettent alors la confrontation de travaux de différents laboratoires utilisant différentes techniques ; à côté des travaux déjà cités sur la cellule géante de Retzius de la Sangsue, on peut relever les études de BRINK et BOER (1967) sur la Lymnée, de FRAZIER *et al.* (1967) sur l'Aplysie, de GRAY (1970) sur le Poulpe et de FROESCH et MARTIN (1972) sur le Calmar.

Les problèmes relatifs à la localisation de l'ACh et de la 5-HT sont au moins partiellement résolus ; les données relatives aux catécholamines et au GABA en particulier sont par contre encore trop rares pour que des conclusions puissent être tirées. Les similitudes des observations recueillies chez les Mollusques et les Annélides montrent que des comparaisons plus poussées, basées sur des résultats obtenus par des méthodes identiques, devraient être fructueuses, même si elles ne singularisent pas ces deux embranchements par rapport au reste du règne animal. Il convient néanmoins d'insister sur le fait que les terminaisons nerveuses, dans les deux embranchements, présentent souvent plusieurs catégories de vésicules, rendant ainsi l'interprétation plus délicate. Cette caractéristique appelle une considération plus générale relative à la coexistence éventuelle, dans un même neurone, de deux neuromédiateurs. On sait que chez les Mollusques (voir JOURDAN, 1972) et les Annélides Polychètes (voir DHAINAUT-COURTOIS et DHAINAUT, 1972, 1973) les images de microscopie électronique et d'autoradiographie à haute résolution plaident en faveur de cette théorie. La confirmation (ou l'infirmation) de celle-ci réclame l'étude comparée non seulement des principales caractéristiques morphologiques et cytochimiques des vésicules elles-mêmes, mais aussi leur répartition dans la terminaison ainsi que la confrontation avec les résultats des études pharmacologiques et électrophysiologiques.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BARDESSONO F., GIACOBINI E. et STEPITA-KLAUCO M., 1972. - Neuronal localization of monoamines in the cerebral ganglia of the snail **Helix pomatia. Brain Res., 47** : 427-438.

BARGMANN W., LINDER E. et ANDRES K.H., 1967. - Uber Synapsen an endokrinen Epithelzellen und die Definition sekretorischer Neurone. Untersuchungen am Zwischenlappen der Katzenhypophye. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 77** : 282-298.

BARRANTES F.J., 1970. - The neuromuscular junctions of a pulmonate mollusc. I. Ultrastructural study. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 104 : 205-212.

BENJAMIN P.R. et PEAT A., 1971. - On the structure of the pulmonate osphradium. II. Ultrastructure. - **Z. Zellforsch. Milrosk. Anat.,** 118 : 168-189.

BERN H.A., 1966. - On the production of hormones by neurones and the role of neurosecretion in neuroendocrine mechanisms. in «Nervous and hormonal mechanisms of integration», **20 th symp. Soc. Exp. Biol.,** 20 : 325-344.

BERRY C.F. et COTTRELL G.A., 1970. - Neurosecretion in the vena cava of the cephalopod **Eledone cirrosa. - Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 104 : 107-115.

BIANCHI S., 1967. - The amine secreting neurons in the central nervous system of the earthworm **(Octolasium complanatum)** and their possible neurosecretory role. **Gen. Comp. Endocrinol.,** 9 : 343 : 348.

BJORKLUND A., FALCK B. et OWMAN Ch., 1972. - Fluorescence microscopic and microspectrofluorometric techniques for the cellular localization and characterization of biogenic amines. in «Methods of investigative and diagnostic endocrinology» (S. A. BERSON ed.), 1 : «The thyroid and biogenic amines» (J.E. RALL et I.J. KOPIN eds). - **North Holland publ. Comp.,** Amsterdam, 318-368.

BOGUSCH G., 1972. - Zur Innervation des glatten Penisretraktormuskels von **Helix pomatia** allgemeine Histologie und Histochemie des monoaminergen Nervensystems. - **Z. Zellforsch. Mitrosk. Anat.,** 126 : 383-401.

BOHAN T.P., BOYNE.A.F., GUTH P.S., NAYARANAN Y.,et WILLIAMS T.H., 1973. - Electron dense particles in cholinergic synaptic vesicles. - **Nature (Lond.),** 244 : 32-33.

BRINK M. et BOER H.H., 1967. - An electron microscopical investigation of the follicle gland (cerebral gland) and of some neurosecretory cells in the lateral lobe of the cerebral ganglion of the pulmonate gastropod **Lymnaea stagnalis L. - Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 79 : 230-243.

BURN J.H. et RAND M J., 1965. - Acetylcholine in adrenergic transmission. - **Ann. Rev. Pharmacol.**, 5 : 163-182

BURT A. M., 1971. - The histochemical localization of choline-acetyltransferase. - **Progr. Brain Res.**, 34 : 327-335

CLARK M.E., 1966. - Histochemical localization of monoamines in the nervous system of the polychaete **Nephtys.** - **Proc. Roy. Soc.**, Ser. B, 165 : 308-325.

COGGESHALL R.E., 1972. - Autoradiographic and chemical localization of 5-hydroxytryptamine in identified neurons in the leech. - **Anat. Rec.**, 172 : 489-498.

COGGESHALL R.E., DEWHURST S.A., WEINREICH D. et McCAMAN R.E., 1972. - Aromatic acid decarboxylase and choline acetylase activities in a single identified 5-HT containing cell of the leech. - **J. Neurobiol.**, 3 : 259-266.

COGGESHALL R.E., KANDEL E R., KUPFERMAN I. et WAZIRI R., 1966. - A morphological and functional study of identifiable neurosecretory cells in the abdominal ganglion of **Aplysia californica.** - **J. Cell Biol.**, 31 : 363-368

COTTRELL G.A., 1968, - Amines in molluscan nervous tissue and their subcellular localization. in «Neurobiology of Invertebrates», (J. SALANKI ed.), **Plenum Press**, New-York, 353-364.

COTTRELL G.A. et MASER M., 1967. - Subcellular localization of 5-hydroxytryptamine and substance X in molluscan ganglia. - **Comp. Biochem. Physiol.**, 20 : 901-906.

COTTRELL G.A. et OSBORNE N.N., 1970. - Subcellular localization of serotonin in an identified serotonin-containing neurone. - **Nature, Lond.**, 225 : 470-472.

COUTEAUX R., 1960. - Motor end-plate structure in «The structure and function of the muscle» (G.H. BOURNE ed.). - **Academic Press**, New-York.

DAHL E , FALCK B., MECKLENBURG C.v., MYHRBERG H. et ROSENGREN E., 1966. - Neuronal localization of dopamine and T-hydroxytryptamine in some mollusca. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 71 : 489-498

DHAINAUT-COURTOIS N., 1967 - Etude ultrastructurale des cellules nerveuses du cerveau de **Nereis pelagica** L. (Annélide Polychète). - **C. R. Acad. Sci., Ser. D.**, 264 : 2566-2569.

DHAINAUT-COURTOIS N., 1968. - Etude histologique et ultrastructurale des cellules nerveuses du ganglion cérébral de **Nereis pelagica** L. (Annélide Polychète). Comparaison entre les types cellulaires I-IV et ceux décrits antérieurement chez les Nereidae. - **Gen. Comp. Endocrinol.**, 11 : 414-443.

DHAINAUT-COURTOIS N., 1970. - Contribution à l'étude morphologique des processus sécrétoires dans le système nerveux central et au niveau de la glande infracérébrale des **Nereidae** (Annélides Polychètes).- Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Lille, n° 191.

DHAINAUT-COURTOIS N., 1972. - Etude en microscopie électronique et en fluorescence des médiateurs chimiques du système nerveux des **Nereidae** (Annélides Polychètes). - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 126 : 90-103.

DHAINAUT-COURTOIS N. et DHAINAUT A., 1972. - Localisation sub-cellulaire de l'acide gamma-aminobutyrique, de la bufoténine et de l'acétylcholinestérase dans le système nerveux des Annélides Polychètes **Nereidae.** Etude préliminaire. - 1ère Réunion de Neuro-Endocrinologie expérimentale, **Lille Médical**, 17 : 1418.

DHAINAUT-COURTOIS N et DHAINAUT A., 1973. - Gamma-aminobutyric acid, butofenine and acetylcholine. Subcellular localization in the nervous system of annelida polychaeta **Nereidae.** - Seventh Conf. Europ Comp. Endocrinol., Budapest.

DHAINAUT-COURTOIS N., DHAINAUT A. et DUPONCHELLE F., 1972. - Etude, par autoradiographie à haute résolution, de l'incorporation d'acide gamma-aminobutyrique tritié dans le système nerveux d'une Annélide Polychète. - **C. R. Acad. Sci., Ser. D**, 275 : 235-238.

DHAINAUT-COURTOIS N et WAREMBOURG M., 1969. - Etude ultrastructurale des neurones de la chaîne nerveuse de **Nereis pelagica** L. (Annélide Polychète). - **Z. Zellforsch, Mikrosk. Anat.**, 97 : 260-273.

DUFFY P.E. et MARKESBERY W.R., -1970. - Granulated vesicles in sympathetic nerve endings in the pineal gland : observations on the effects of pharmacologic agents by electron microscopy. - **Amer. J. Anat.**, 128 : 97-115.

EHINGER B., FALCK B., et MYHRBERG H.E., 1968. - Biogenic monoamines in **Hirudo medicinalis**. - **Histochemie**, 15 : 140-149.

EHINGER B. et MYHRBERG H.E., 1971. - Neuronal localization of dopamine, noradrenaline and 5-hydroxytryptamine in the central and peripheral nervous system of **Lumbricus terrestris** (L.). - **Histochemie**, 28 : 265-275.

FRAZIER W.T., KANDEL E.R., KUPFERMAN I. et COGGESHALL R.E., 1967. - Morphological and functional properties of identified neurons in the abdominal ganglion of **Aplysia californica**. - **J. Neurophysiol.**, 30 : 1288-1351.

FROESCH D., 1972. - The synaptic profiles in the posterior chromatophore lobe of the **Octopus** brain : a study in normal and degenerated tissue. - **Brain Res.**, 48 : 1-10.

FROESCH D. et MARTIN R., 1972. - Heterogeneity of synaptic vesicles in the squid giant fibre system. - **Brain Res.**, 43 : 573-580.

GERSCHENFELD H.M., 1963. - Observations on the ultrastructure of synapses in some pulmonate molluscs. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 60 : 258-275.

GERSCHENFELD H.M., 1973. - Chemical transmission in invertebrate central nervous systems and neuromuscular junctions. - **Physiol. Rev.**, 53 : 1-119.

GILLER E. Jr et SCHWARTZ J.H., 1971 a. - Choline acetyltransferase in identified neurons of abdominal ganglion of **Aplysia californica**. - **J. Neurophysiol.**, 34 : 93-107.

GILLER E. Jr et SCHWARTZ J.H., 1971 b. - Acetylcholinesterase in identified neurons of abdominal ganglion of **Aplysia californica**. - **J. Neurophysiol.**, 34 : 108-115.

GORMAN A.L.F. et MIROLLI M., 1970. - Axonal localization of an excitatory post-synaptic potential in a molluscan neurone. - **J. Exp. Biol.**, 53 : 727-736.

GRAY E.G., 1970. - The fine structure of the vertical lobe of **Octobus** brain. - **Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B**, 258 : 379-395.

HAGADORN I.R., BERN H.A. et NISHIOKA R.S., 1963. - The fine structure of the supraoesophageal ganglion of the rhynchobdellid leech, **Theromyzon rude**, with special reference to neurosecretion. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 58 : 714-758.

JAEGER C.P., JAEGER E.C. et WELSH J.H., 1971. - Localizatioh of monoamine-containing neurones in the nervous system of **Strophocheilus oblongus** (Gastropoda). - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 112 : 54-68

JOURDAN F., 1972. - Ultrastructures du neurone géant gauche et de son environnement, chez l'Aplysie. Analyse comparée des constituants synaptiques. - Thèse Doct. Spec. Sci. Biol., Univ. Cl. Bernard, Lyon, n° 125.

JOURDAN F. et NICAISE G., 1970. - Cytochimie ultrastructurale de la sérotonine dans le système nerveux central de l'Aplysie. - **7ème Congr. Int. Microsc. Electr.**, Grenoble, 3 : 677-678.

JOURDAN F. et NICAISE G., 1971. - L'ultrastructure des synapses dans le ganglion pleural de l'Aplysie. **J. Microsc.**, Paris, 11 : 69-70.

JOURDAN F. et NICAISE G., 1972. - Afférences sérotoninergiques non synaptiques sur le soma géant gauche de l'Aplysie. - **Rev. Neurol.**, 127 : 299-300.

KERKUT G.A. et LAVERACK M.S., 1960. - A cardio-accelerator present in tissue extracts of the snail **Helix aspersa**. - **Comp. Biochem. Physiol.**, 1 : 62-71.

KERKUT G.A., SEDDEN C.B. et WALKER R.J., 1967a - Uptake of DAPA and 5-hydroxytryptophan by monoamine-forming neurones in the brain of **Helix aspersa.** - **Comp. Biochem. Physiol.,** 23 ; 159-162.

KERKUT G.A., SEDDEN C.B et WALKER H.J., 1967b. - Cellular localization of monoamines by fluorescence microscopy in **Hirudo medicinalis** and **Lumbricus terrestris.** - **Comp. Biochem. Physiol.,** 21 · 687-690.

KOELLE G.B., 1969. - Significance of acetylcholinesterase in central synaptic transmission. - **Feder. Proc.,** 28 : 95-100.

KORNELIUSSEN H , 1972. - Elongated profiles of synaptic vesicles in motor end-plates. Morphological effects of fixative variations. - **J. Neurocytol.,** 1 : 279-296.

KUPFERMANN I., 1972. - Studies on the neurosecretory control of egg laying in **Aplysia.** - **Amer. Zool.,** 12 : 513-520.

MANARANCHE R. et L'HERMITE P., 1973. - Etude des amines biogènes de **Glycera convoluta** K. (Annélide Polychète). - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 137 : 21-36

MARSDEN C.A. et KERKUT G.A., 1969. - Fluorescent microscopy of the 5-HT and catecholamine-containing cells in the central nervous system of the leech **Hirudo medicinalis.** - **Comp. Biochem. Physiol.,** 31 : 851-862.

MARSDEN C.A. et KERKUT G.A., 1970. - The occurence of monoamines in **Planorbis corneus** : a fluorescence microscopic and microspectrometric study. - **Comp. Gen. Pharmacol.,** 1 : 101-116.

McCAMAN R.E. et DEWHURST S.A., 1970. Choline acetyltransferase in individual neurons of **Aplysia californica.** - **J. Neurochem.,** 17 : 1421-1426

McCAMAN R.E. et DEWHURST S.A., 1971. - Metabolism of putative transmitters in individual neurons of Aplysia californica Acetylcholinesterase and catechol-O-methyl transferase. - **J. Neurochem.,** 18 : 1329-1336.

MYHRBERG H.E., 1965. - Observations non publiées citées dans «Mechanism of release of biogenic amines» (U.S. von EULER, S. ROSELL et B. UVNAS eds). - **Pergamon Press,** Oxford, p. 60.

MYHRBERG H.E., 1967. - Monoaminergic mechanisms in the nervous system of **Lumbricus terrestris** (L.). - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 81 : 311-343.

MYHRBERG H E., 1972. - Ultrastructural localization of monoamines in the central nervous system of **Lumbricus terrestris (L.)** with remarks on neurosecretory vesicles. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 126 : 348-362.

NEWMAN G , KERKUT G.A. et WALKER R.J., 1968. - The structure of the brain of **Helix aspersa.** Electron microscope localization of cholinesterase and amines. - **Symp. Zool. Soc. Lond.,** 22 : 1-17.

NICAISE G., 1972. - Le système glio-interstitiel des Mollusques. Essai de définition ultrastructurale et histochimique chez les Doridiens. - Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Univ. Cl. Bernard, Lyon, n° 138.

NICAISE G., 1973. - The gliointerstitial system of molluscs. **Int. Rev. Cytol.,** 34 : 251-332.

NICAISE G., PAVANS de CECCATTY M. et BALEYDIER C., 1968. - Ultrastructures des connexions entre cellules nerveuses, musculaires et glio-interstitielles chez **Glossodoris.** - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 88 : 470-486.

ORKAND P.M. et KRAVITZ E.A., 1971. - Localization of the sites of GABA uptake in lobster nerve-muscle preparations. - **J. Cell Biol.,** 49 : 75-89.

OSBORNE N.N. et COTTRELL G.A., 1971. - Distribution of biogenic amines in the slug, Limax maximus. - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.,** 112 : 15-30.

PENTREATH V.W. et COTTRELL G.A., 1972. - Selective uptake of 5-hydroxyptryptamine by axonal processe in **Helix pomatia.** - **Nature, N.B.,** 239 : 213-214.

ROGERS D.C., 1969. - Fine structure of smooth muscle and neuromuscular junctions in the foot of **Helix aspersa. - Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 99 : 315-335.

ROSENBLUTH J., 1963. - The visceral ganglion of **Aplysia californica. - Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 60 213-236.

ROSENBLUTH J., 1972. - Myoneural junctions of two ultrastructurally distinct types in earthworm body wall muscle. - **J. Cell Biol.**, 54 : 566-579.

RUDE S., 1966. - Monoamine-containing neurons in the nerve cord and body wall of **Lumbricus terrestris. - J. Comp. Neurol.**, 128 : 397-412.

RUDE S., 1969. - Catecholamines in the ventral cord of **Lumbricus terrestris. - Comp. Biochem. Physiol.**, 28: 747-752.

RUDE S., COGGESHALL R.E. et VAN ORDEN L., 1969. - Chemical and ultrastructural identification of 5-hydroxytryptamine in an identified neuron. - **J. Cell Biol.**, 41 : 832-854.

SAKHAROV D.A. et Zs.-NAGY I., 1968. - Localization of biogenic monoamines in cerebral ganglia of **Lymnaea stagnalis** L. - **Acta Biol. Hung.**, 19 : 145-158.

SEDDEN C.B., WALKER R.J. et KERKUT G.A , 1968. - The localization of dopamine and 5-hydroxyptryptamine in neurones of **Helix aspersa. - Symp. Zool. Soc. Lond.**, 22 : 19-32.

SHERIDAN M.N., WHITTAKER V.P. et ISRAEL M., 1966. - The subcellular fractionation of the electric organ of **Torpedo. - Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 74 : 291-307.

SIMPSON L., 1969. - Morphological studies of possible neuroendocrine structures in **Helisoma tenue** (Gastropoda Pulmonata). - **Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.**, 102 : 570-593.

SIMPSON L., BERN H A et NISHIOKA R.S., 1966 - Examination of the evidence for neurosecretion in the nervous system of **Helisoma tenue** (Gastropoda, Pulmonata) - **Gen. Comp. Endocrinol.**, 7 : 525-548.

SWEENEY D.C., 1968. - The anatomical distribution of monoamines in a fresh-water bivalve mollusc, **Sphaerium sulcatum** (L.). - **Comp. Biochem. Physiol.**, 25 : 601-614.

TAXI J. et GAUTRON J., 1969. - Données cytochimiques en faveur de l'existence de fibres nerveuses sérotoninergiques dans le cœur de l'Aplysie, **Aplysia californica. - J. Microsc.**, Paris, 8 : 627-636.

TERAVAINEN H., 1969. - Ultrastructural distribution of cholinesterase activity in the ventral nerve cord of the earthworm **Lumbricus terrestris.** - Histochemie, 18 : 177-190.

TULSI R.S. et COGGESHALL R.E., 1971. - Neuromuscular junctions on the muscle cells in the central nervous system of the leech, **Hirudo medicinalis. - J. Comp. Neurol.**, 141 : 1-16.

VIGH-TEICHMANN I. et GOSLAR H.G , 1969. - Enzyme-histochemical studies on the nervous system of the earthworm. - **Ann. Endocrinol.**, 30 : 55-60.

WEINREICH D., McCAMAN M.W., McCAMAN R.E. et VAUGHN J.E., 1973. - Chemical, enzymatic and ultrastructural characterization of 5-hydroxytryptamine-containing neurons from the ganglia of **Aplysia californica** and **Tritonia diomedia. - J. Neurochem.**, 20 : 969-976.

WELSCH U. et STORCH V., 1970. - Histochemical and fine structural observations on the alimentary tract of **Aphroditidae** and **Nephtyidae** (Polychaeta Errantia). - **Marine Biol.**, 6 : 142-147.

WOOD J., 1966. - Electron microscopic localization of amines in central nervous tissue. - **Nature**, Lond., 209 : 1131-1133.

WOOD J., 1967. - Cytochemical localization of 5 hydroxytryptamine (5-HT) in the central nervous system. - **Anat. Rec.**, 157 : 343.

Zs.-NAGY I., 1967. - Histochemical demonstration of biogenic monoamines in the c. n. s. of the lamellibranch mollusc **Anodonta cygnaea. Acta Biol. Hung**, 18 : 1-8.

# ASPECTS ULTRASTRUCTURAUX DES ZONES NEUROSECRETRICES PRESUMEES DU GANGLION CEREBROIDE ET DU TENTACULE OCULAIRE D'HELIX ASPERSA MULLER (MOLLUSQUE GASTEROPODE PULMONE)

par André GUYARD (1)


## RESUME

Après repérage en microscopie photonique des zones sécrétrices du mésocérébron et du tentacule oculaire, les préparations au microscope électronique révèlent des grains de neurosécrétion de 1100 à 1500 Å. Une possibilité de confusion avec les vésicules de monoamines biogènes comme la sérotonine dont l'aspect morphologique est semblable, jette une ambiguité sur le rôle de ces granules dans un possible contrôle de la gamétogenèse.

## SUMMARY

After photomicroscopic localization of the secretory zones in the cerebral ganglions and the optical tentacles, the preparations under the electron microscope show some neurosecretory granules measuring about 1100 to 1500 Å in diameter. A possible confusion with the monomine vesicles whose morphological aspect is identical adds an ambiguity related to the role of those granules in a possible control of the gametogenesis.


* * * *

Chez les Mollusques, on a décrit des organes à fonction endocrine "possible" et l'existence de phénomènes neurosécrétoires peut être considérée comme "probable" selon la terminologie de H. A. Bern (1962).

Dans le cadre d'une étude de l'endocrinologie sexuelle d'**Helix aspersa**, j'ai été amené à rechercher les organes susceptibles d'avoir une action sur la différenciation des gamètes au sein de l'ovotestis. De nombreux chercheurs ayant prouvé un parallélisme entre l'évolution de la fonction sécrétrice dans le tissu nerveux et le cycle sexuel des Mollusques (revue dans M. Gersch, 1965), je me suis attaché à démontrer l'influence de sécrétions cérébrales et tentaculaires sur la cytodifférenciation des gamètes en culture organotypique (A. Guyard, 1971). Après la mise en évidence d'une action gonadotrope de ces organes, il était intéressant d'essayer de visualiser en microscopie électronique les substances émises par les cellules sécrétrices des ganglions cérébroïdes et de l'organe piriforme du bouton terminal du tentacule oculaire chez **Helix aspersa.**

## I - MATERIEL ET TECHNIQUES

Les animaux proviennent d'un élevage au laboratoire. Le collier nerveux et le tentacule oculaire sont disséqués sous loupe binoculaire puis immédiatement fixés. En microscopie photonique, le repérage des types cellulaires à fonction neurosécrétoire possible s'appuie sur les colorations à la fuchsine-paraldéhyde selon M. Gabe (1953) et à l'hématoxyline chromique selon G. Gomori (1941). L'examen en microscopie électronique est fait sur des spécimens ayant subi une double fixation glutaraldéhydetétroxyde d'osmium et une inclusion dans l'épon. Les préparations sont contrastées à l'acétate d'uranyle-citrate de plomb selon E. S. Reynolds (1963).

(1) Laboratoire de Biologie animale, U.E R. Sciences Exactes et Naturelles du Centre Universitaire Antilles Guyane, B.P.601 Fort-de-France (Martinique).

## II - RESULTATS

### 1) LES CELLULES NEUROSECRETRICES DU MESOCEREBRON

#### a) Localisation des cellules neurosécrétrices

Chez les Basommatophores, les cellules neurosécrétrices se rencontrent dans tous les ganglions du collier nerveux avec une répartition différentielle selon l'espèce. En revanche, chez les Stylommatophores, la localisation des cellules neurosécrétrices est plus précise et se limite aux ganglions cérébroïdes et viscéraux. Dans les ganglions cérébroïdes de nombreux Hélicidés (D. Kuhlmann, 1963) et des Arionidés (J. J. Van Mol, 1960 et D. Quattrini, 1963), les cellules neurosécrétrices sont localisées dans le mésocérébron.

Chez **Helix aspersa**, la neurosécrétion de type II est produite dans le mésocérébron par quatre groupes de neurones sécréteurs selon le schéma indiqué par D. Kuhlmann (1963) chez **Helix pomatia**. Elle se caractérise par des granulations ténues inframicroscopiques formant par leur abondance une masse diffuse qui envahit le péricaryon et s'écoule dans l'axone (Planche I, fig. 1 et 3). Les axones des quatre groupes de neurones sécréteurs se rassemblent et forment le nerf de l'artère cérébrale. L'évacuation de la neurosécrétion se produit le long du nerf de l'artère cérébrale et de la commissure cérébroïde au niveau de la gaine conjonctivo-musculeuse périneurale.

#### b) Caractéristiques cytologiques de la neurosécrétion

Reconnu dès 1957 par S. Sanchez et M. Pavans de Ceccaty, le phénomène neurosécrétoire a été particulièrement bien étudié chez les Hélicidés par l'Ecole allemande de A. Nolte.

Les tests histologiques mettant en évidence la neurosécrétion distinguent chez ces Mollusques deux catégories de cellules appelées I et II par E. Krause (1960) et A et B par W. Jungstand (1962) et D. Kuhlmann (1963).

Chez **Helix aspersa** l'application de ces tests tinctoriaux permet de reconnaître ces deux catégories de cellules. La neurosécrétion de type I apparaît sous la forme de granules de forte taille bien visibles au microscope photonique (Planche I, fig. 2). En fait, ces granules qui s'accumulent dans le péricaryon des neurones situés aussi bien dans les ganglions cérébroïdes que dans ceux de la masse sous-œsophagienne sont des lipofuscines (M. Nagy, 1966), substances chimiquement hétérogènes formées de phospholipides et de proétines. Dans les préparations non colorées, les granulations lipofusciniques apparaissent en jaune d'or. Les lipofuscines ne représentent pas un produit de neurosécrétion mais traduisent plutôt un état de sénescence de la cellule. Elles correspondent vraisemblablement aux figures myéliniques observées dans ces mêmes cellules en microscopie électronique.

Ainsi, chez **Helix aspersa** seules les cellules de type II localisées dans le mésocérébron sont susceptibles d'être neurosécrétrices.

#### c) Ultrastructure des cellules neurosécrétrices

En coupe semi-fine, le repérage du mésocérébron est aisé à cause de sa position juxtacommissurale et de la taille réduite de ses cellules. La localisation des cellules neurosécrétrices est plus délicate et s'effectue grâce à des critères d'ordre topographique.

Les neurones se distinguent facilement en microscopie électronique des cellules gliales dont le cytoplasme plus chargé en ribosomes apparaît plus basophile et le noyau plus opaque aux électrons. D'autre part, les gliocytes sont des cellules abondamment ramifiées et leurs prolongements sont recoupés de nombreuses fois, formant une gaine ténue entourant les neurones (Planche 2, fig. 1 et planche 3, fig. 3).

Les cellues neurosécrétrices présumées du mésocérébron sont des neurones dont les péricaryons ont un diamètre moyen de 10 µ .

L'état d'activité cellulaire est apprécié en fonction de la dispersion de la chromatine nucléaire. Ce critère est corroboré par d'autres signes d'activité, en particulier le perlage de vésicules au niveau de la face de maturation des dictyosomes.

- Le noyau. L'enveloppe nucléaire a un contour d'autant plus sinueux que la chromatine est activée (Planche 2, fig. 2). Dans le cas d'une activité maximale, le suc nucléaire n'est plus composé que d'euchromatine. L'espace périnucléaire est dilaté et les continuités avec les citernes ergastoplasmiques sont fréquentes.

- Le cytoplasme. De nombreux dictyosomes occupent une position périnucléaire (Planche 2, fig. 1 et 2). Par leur face de formation, ils sont en rapport avec les citernes du réticulum endoplasmique lisse, lui-même en continuité avec les lamelles de l'ergastoplasme chargées de ribosomes (Planche 2, fig. 2, planche 3 fig. 1). Sur la face de maturation des dictyosomes perlent des vésicules golgiennes. De nombreux granules occupent l'espace cytoplasmique et on note toute une série de formes intermédiaires entre la vésicule golgienne moyennement opaque, de taille réduite (500-800 Å) et le grain le plus important (1000-1500 Å) à contenu uniformément dense et plus contrasté (Planche 2, fig. 3 et Planche 3, fig. 2). Lorsqu'une cellule est en charge, l'espace cytoplasmique est bourré de grains entourés d'une membrane unitaire. On observe souvent des images de coalescence de ces grains qui fusionnent en vésicules beaucoup plus importantes boursouflées par les apports successifs des particules voisines (Planche 3, fig. 2). Dans ce cas, les gros cytosomes captant les vésicules pourraient représenter des lysosomes.

Dans le neuropile, se rencontrent côte à côte les axones banaux et les axones sécréto-conducteurs (Planche 3, fig. 3). Il convient à ce niveau d'examiner les structures synaptiques de façon à faire la part des vésicules de neuromédiateurs et celle des grains de neurosécrétion. Dans la zone de contact entre fibres nerveuses se trouvent des vésicules claires très petites (500-700 Å), des vésicules à cœur dense d'environ 800 Å et des vésicules uniformément denses de 1000 Å de diamètre. D'après H. M. Gerschenfeld (1963), I. ZS-Nagy (1967) et F. Jourdan (1972), les vésicules claires contiendraient des glutamates (500 Å) ou de l'acétylcholine (650 Å), les vésicules à cœur dense seraient le support de la dopamine et les vésicules uniformément denses de 1000 Å contiendraient de la sérotonine. La confusion est donc possible entre les vésicules à monoamines et les grains de neurosécrétion. Bien que ces derniers soient plus gros, le risque est grand de confondre, dans une même population, les vésicules à monoamines neurotransmettrices et les grains de neurosécrétion immatures.

### 2) LES CELLULES SECRETRICES DU TENTACULE OCULAIRE

Le bouton terminal des tentacules oculaires est occupé par un organe piriforme considéré par S. Sanchez (1963) comme une glande endocrine. Les rapports anatomiques entre organe piriforme et ganglion oculaire sont tels que c'est l'ensemble des formations sécrétrices tentaculaires qui a été condidéré comme un système endocrinien. En fait, les résultats de J. Bierbauer et I. Vigh-Teichmann (1970) et ceux de D. C. Rogers (1971) prouvent que les cellules latérales ovales et latérales étoilées n'ont pas la morphologie de neurones et sont exocrines. Ces auteurs n'excluent pas la possibilité que ces cellules soient d'anciens neurones modifiés par leur fonction sécrétoire.

#### a) Localisation et caractéristiques des cellules sécrétrices

Mes propres observations confirment celles de S. Sanchez (1963) dans la répartition des cellules Gomori-positives dans le tentacule oculaire d'**Helix aspersa**(Planche 1, fig. 4). J'ai retrouvé les différents types cellulaires décrits par J. Bierbauer et J. Török (1968) chez diverses espèces de Stylommatophores : cellules du collier, cellules latérales de type B qui se distinguent des cellules latérales de type A par leurs propriétés métachromatiques et enfin cellules glandulaires de l'épiderme (Planche 1, fig. 5). Les cellules collaires répondent faiblement à la coloration et le tissu nerveux pas du tout. Seul un petit groupe de neurones inclus dans le neuropile se révèle Gomori-positif (Planche 1, fig. 6).

**b) Ultrastructure des cellules nerveuses du ganglion oculaire**

Comme dans le cas du ganglion cérébroïde, l'examen ultrastructural du ganglion oculaire révèle une grande richesse du péricaryon de chaque neurone en vésicules, bien que la réaction de ces cellules soit Gomori-négative (Planche 4, fig. 2 et 3). L'aspect cytologique des neurones tentaculaires est identique à celui des neurones du mésocérébron (Planche 4, fig. 1). On y retrouve les mêmes signes d'activité sécrétorie : chromatine activée, réticulum en continuité avec l'enveloppe nucléaire (Planche 4, fig. 3), polymorphisme des mitochondries, abondance des dictyosomes et de l'ergastoplasme.

L'existence de formes intermédiaires entre le granule de sécrétion et les vésicules golgiennes suggère un rapport de filiation entre ces organites (Planche 5, fig. 1 et 2). Le même phénomène d'accumulation des granules s'y retrouve (Planche 5, fig. 1). Mais aussi la même ambiguité quant à la nature neurosécrétoire de ces granules ou de ces vésicules (Planche 5, fig. 3).

## CONCLUSION

A la suite des travaux expérimentaux entrepris chez les Gastéropodes depuis une dizaine d'années (revue dans A. Guyard, 1971), il ne fait plus de doute que les ganglions cérébroïdes et les tentacules oculaires exercent une action déterminante sur le contrôle de la gamétogenèse.

Mais la localisation précise du lieu de production des hormones gonadotropes reste encore inconnue. En ce qui concerne les zones neurosécrétrices de ces organes, les données relatives à l'ultrastructure des péricaryons neurosécréteurs sont rares chez les Prosobranches (R. Catania et S. Le Gall, 1973) et inexistantes chez les Pulmonés. Ce travail qui tente de combler cette lacune ne constitue qu'une étude préliminaire des zones présumées neurosécrétrices. Le recours à des techniques uniquement morphologiques aboutit à la mise en évidence de nombreux types de vésicules. Sans la caractérisation cytochimique de ces vésicules et l'étude ultrastructurale suivie du cycle neurosécrétoire, la distinction entre granule de neurosécrétion et vésicules synaptiques de type sérotonine apparaît délicate. En outre, l'existence de structures périnerveuses comme les corps dorsaux et l'organe piriforme ne doit pas être méconnue dans la recherche des zones présumées de production d'hormones gonadotropes.

* * * *

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERN H.A., 1962. - The properties of neurosecretory cells. **Gen. Comp. Endocrin.** Suppl. 1, p. 117-132.

BIERBAUER J. et TOROK L.J., 1968 - Histological study of the optic tentacle in Pulmonates. I. Histological examination of the optic tentacle with special reference to the morphology of the collar and lateral cells. **Acta biol. Acad. Sci. Hung.** ; vol. 19, p. 133-143.

BIERBAUER J et VIGH-TEICHMANN I , 1970. - Histological examination of the optic tentacle of Pulmonates. II. Cytochemistry of the special and secretory cells. **Acta Biol. Acad. Sci. hung.**, vol. 21, p. 11-24

CATANIA R. et LE GALL S., 1973. - Etude ultrastructurale du cycle sécréteur des neurones de la jonction cérébro-pleurale chez **Crepidula fornicata** Phil. en phase femelle C.R. **Acad. Sc. Paris,** Série D, vol. 276, p. 2195-2197.

GABE M., 1953 - Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. **Bull. Micr. appl.**, vol. 3, p. 153-162.

GERSCH M , 1965. - Vergleichende Endokrinologie der Wirbellosen Tiere. **Geest und Portig édit.**, Leipzig, 535 p.

GERSCHENFELD H.M., 1963. - Observations on the ultrastructure of synapses in some Pulmonate Molluscs **Z. f. Zellforsch. mikr. Anat.**, vol. 60, p. 258-275.

GOMORI G., 1941. - Observations with differential stains on human islets of Langerhans. **Amer. J. Pathol.**, vol. 17, p. 395-406

GUYARD A., 1971. - Etude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'escargot **Helix aspersa MULLER**. **Thèse Doct. Sciences, Univ. Besançon**, n° 56, 187 p., 19 fig., 43 pl. h.t

JOURDAN F., 1972. - Ultrastructure du neurone géant gauche et de son environnement, chez l'Aplysie. Analyse comparée des constituants synaptiques. **Thèse Doct. Sc. biol., Univ. Lyon**, n° 125, 109 p. 13 pl. h. t

JUNGSTAND W., 1962. - Untersuchungen über die Neurosekretion und deren Abhängigkeit von verschiedenen Aussenfaktoren bei der Lungenschnecke **Helix pomatia L. Zool. Jb. Physiol.**, vol. 70, p. 1-23.

KRAUSE F., 1960. - Untersuchungen über die Neurosekretion im Schlundring von **Helix pomatia L. Z. f. Zellforsch. mikr. Anat.**, vol. 51, p. 748-776

KUHLMANN D., 1963. - Neurosekretion bei Heliciden (Gastropoda) **Z. f. Zellforsch. mikr. Anat.**, vol. 60, p. 909-932.

NAGY M., 1966. - Examination of lipofuscin in ganglion cells **Acta vet. Acad. Sci. hung.**, vol. 16, p. 247-250.

QUATTRINI D., 1963. - Osservazioni sulla neurosecrezione nei Vaginulidi. **Boll. Zool. Ital.**, vol. 29, p. 357-369.

REYNOLDS E.S., 1963. - The use of lead citrate at ligh pH as an electron opaque stain in electron microscopy. **J. Cell Biol.**, vol. 17, p 208-212

ROGERS D.C., 1971. - The fine structure of sensory neurons and their processes in the optic tentacles of **Helix aspersa. Z. mikrosk.-anat. Forsch.**, vol. 1, p. 52-64

SANCHEZ S., 1963. - Histophysiologie neuro-hormonale chez quelques Mollusques gastéropodes. I. Complexes neuroendocriniens. **Bull. Soc. zool. Fr.**, vol. 87, p. 309-319.

SANCHEZ S. et PAVANS DE CECCATY M., 1957. - Neurosécrétion et fonction élaboratrice des neurones chez quelques Mollusques Gastéropodes. **C.R. Soc. Biol. Fr.**, vol 151, p. 2172-2173.

VAN MOL J.-J., 1960. - Phénomènes neurosécrétoires dans les ganglions cérébroïdes d'**Arion rufus. C.R. Acad. Sc. Paris**, vol. 250, p. 2280-2281.

Zs NAGY, 1968. - Fine structural analysis of the neurons of **Anodonta cygnea** L. (Pelecypoda). **Annal. Biol. hung.**, vol. 35, p. 35-59.

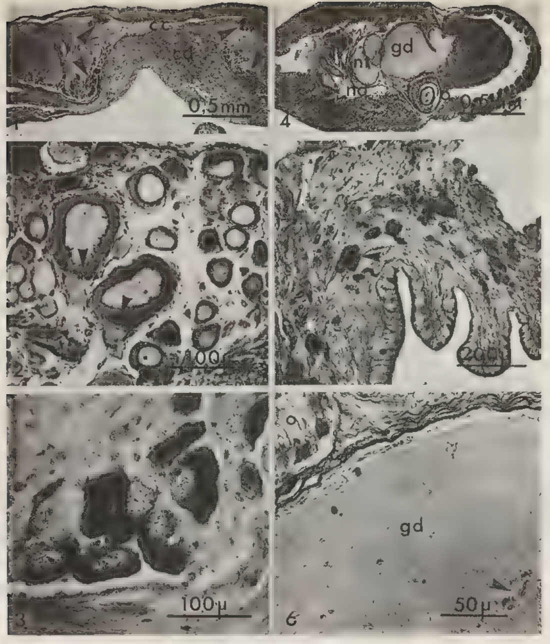



PLANCHE I

La neurosécrétion chez Helix aspersa

Fig. 1 - Coupe des ganglions cérébroïdes d'un sujet adulte au niveau de la commissure cérébroïde (cc). Les cellules neurosécrétrices de type B se localisent en quatre groupes (flèches) situées dans le mésocérébron. Dans la gaine périneurale courent des ramifications de l'artère cérébrale (ac) qui viennent se terminer au niveau des axones neurosécréteurs, figurant ainsi une voie d'acheminement possible de la neurosécrétion. Les corps dorsaux (cd) pourraient figurer une glande endocrine (x 40) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

Fig. 2 - Cellules neurosécrétrices de type A au niveau du ganglion cérébroïde. Les grains révélés par la fuchsine-paraldéhyde au voisinage du cône d'émergence de l'axone (flèches) seraient des lipofuscines (x 250) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

Fig. 3 - Groupe de cellules de type B localisés dans le mésocérébron. La neurosécrétion est constituée de granules petits et abondants qui forment un voile continu dans le péricaryon et l'axone (flèche) (x 250) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

Fig. 4 - Coupe longitudinale du tentacule oculaire montrant l'œil (o) auquel aboutit le nerf oculaire (no), le bouton terminal (bt) le ganglion digité (gd) où arrive le nerf tentaculaire (nt). Les cellules en collier disposées en couronne autour du ganglion tentaculaire n'ont pas été révélées par la coloration (x 40) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

Fig. 5 - Deux types cellulaires répondent positivement à la coloration fuchsine-paraldéhyde dans le bouton terminal : de grosses cellules pourpres (grosse flèche) et des cellules plus petites d'un rouge carmin (petite flèche). En outre, des cellules muqueuses du tégument prennent également la coloration (x 100) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

Fig. 6 - Dans le ganglion digité (gd) on ne rencontre qu'un groupe de trois à quatre cellules fuchsinophiles inclus dans le neuropile (flèche). En o, l'œil (x 400) (aldéhyde-fuchsine-Halmi).

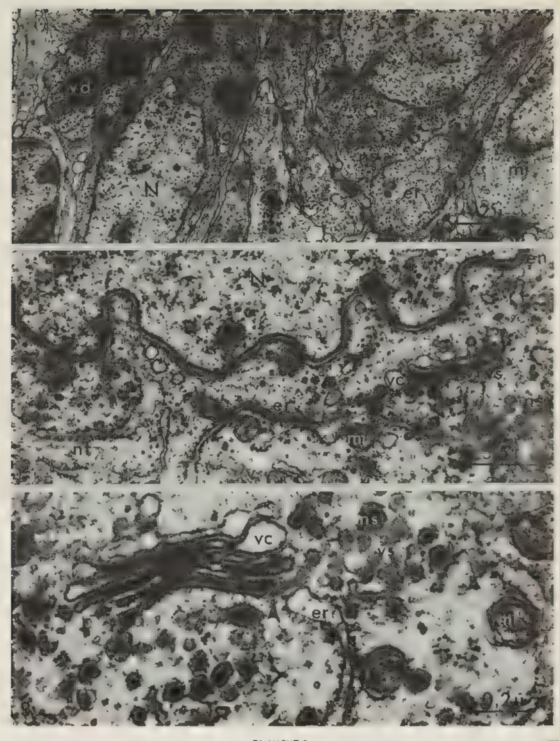



PLANCHE 2

Ultrastructure des ganglions cérébroïdes

Fig. 1 - Coupe au niveau du mésocérébron. Le péricaryon des neurones de la zone Gomori-positive est rempli de granules denses (ns). Autour du noyau (N) dont la chromatine est activée, se distinguent de nombreux dictyosomes (g) ainsi que les citernes du réticulum endoplasmique (er). Les mitochondries sont ovalaires ou sphériques (mi). Les granules semblent confluer en vésicules plus importantes (vd) qui pourraient figurer des lysosomes (x 12 500).

Fig. 2 - Péricaryon d'une cellule en activité. La caryolymphe (N) est claire. Quelques amas de chromatine dense sont accolés à l'enveloppe nucléaire (en). Des neurofibrilles (nf) et des lamelles ergastoplasmiques (er) chargées de ribosomes parcourent le cytoplasme. Les crêtes mitochondriales (mi) sont peu distinctes. Les saccules golgiens sont en rapport avec des vésicules claires (vc) du réticulum lisse sur la face de formation et des vésicules opaques (vs) sur la face de maturation du dictyosome (g). Ces vésicules sombres peuvent représenter des grains de neurosécrétion immatures ou des vésicules de sérotonine (x 50 000).

Fig. 3 - Dictyosome à un fort grossissement. On note toute une série de formes intermédiaires (vs) entre la vésicule opaque partant à l'extrémité du saccule golgien (flèche) et la vésicule de 1200 Å uniformément dense. Cette filiation permet d'envisager une origine golgienne à ce type de vésicules. L'ambiguïté demeure quant à leur nature (x 90 000).



PLANCHE 3

Ultrastructure des ganglions cérébroïdes

Fig. 1 - Détail du cytoplasme d'un neurone en phase de repos. Le réticulum endoplasmique (er) est représenté par des citernes dont les membranes sont chargées de ribosomes et peuvent séquestrer par endroits des zones hyaloplasmiques. Les mitochondries (mi) sont d'aspect et de taille variables : sphériques ou cylindriques. Le hyaloplasme est le support de ribosomes libres, de neurofibrilles (nf), de petites vésicules (ns) et de vésicules plus importantes de 0,5 µ de diamètre qui pourraient figurer des lysosomes (x 50 000).

Fig. 2 - Les vésicules de 500-700 Å de diamètre paraissent s'agglomérer en vésicules plus importantes boursouflées par les apports successifs des particules voisines. Cette coalescence est permise par la rupture de la membrane qui entoure chaque vésicule et évoque une digestion lysosomiale (x 100 000).

Fig. 3 - Coupe dans le neuropile montrant des axones banaux en coupe longitudinale (nfl) ou en coupe transversale (nft). On rencontre également dans la zone de contact entre fibres nerveuses des vésicules synaptiques de 800 Å à acétylcholine (sy), des vésicules uniformément opaques dont les plus grosses (2500 Å) peuvent être considérées comme des granules de neurosécrétion (ns). Le réseau dense qui s'intercale entre les axones figure les prolongements des cellules gliales (X 15 000).

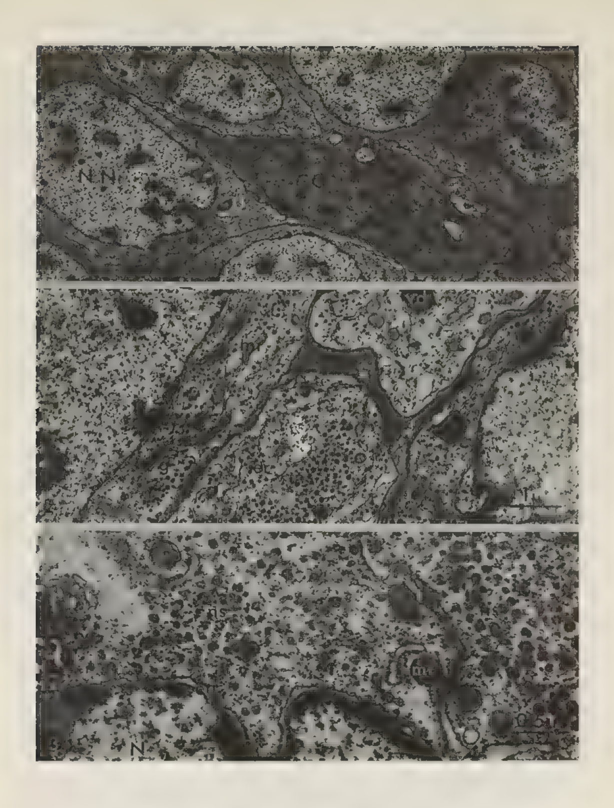



PLANCHE 4

Ultrastructure du ganglion tentaculaire

Fig. 1 - Aspect des cellules ganglionnaires. Aux corps des neurones, se mêlent des cellules gliales (CG) qui se distinguent par leur richesse en ribosomes et leur nucléoplasme plus opaque. Les neurones sont en tous points semblables à ceux des ganglions cérébroïdes. En phase d'élaboration active, les noyaux (NN) montrent une chromatine dispersée en mottes de taille réduite. Bien qu'il se montre Gomori-négatif, le cytoplasme révèle une grande abondance de vésicules sécrétoires (X 5 000).

Fig. 2 - Un plus fort grossissement révèle les organites : dictyosomes périnucléaires (g), mitochondries (mi), citernes du réticulum (er), vésicules sécrétoires (ns) parfois agglomérées en grosses vacuoles (vd) (X 15 000).

Fig. 3 - Comme dans le cas des ganglions cérébroïdes, on note une filiation entre les vacuoles sombres émises au niveau de l'appareil de Golgi (vs) et les vésicules sécrétoires (ns). De telles images parlent en faveur de leur origine golgienne. La flèche montre que la membrane externe de l'enveloppe (en) du noyau (N) se prolonge parfois dans les citernes du réticulum endoplasmique (er). mi : mitochondries (X 37 500).

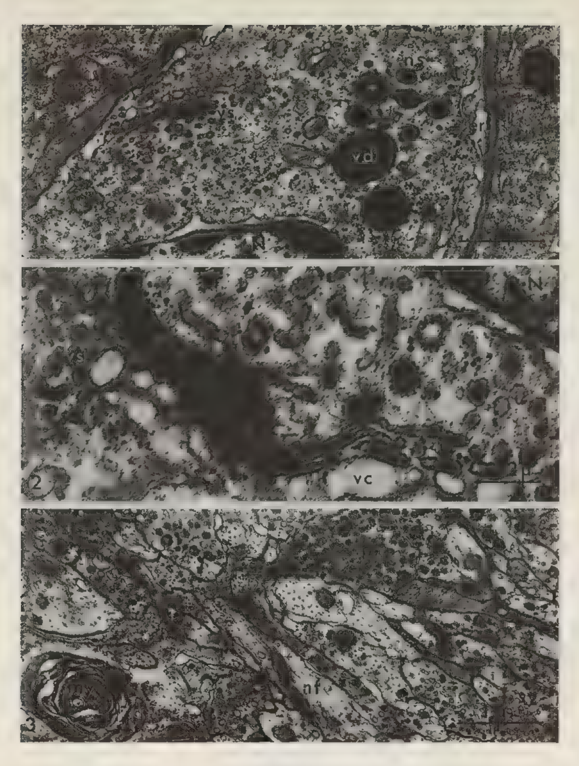



PLANCHE 5

Ultrastructure du ganglion tentaculaire

Fig. 1 - Comme dans le ganglion cérébroïde, on rencontre des vésicules sombres (vs) d'origine golgienne, de 500 - 700 Å, uniformément denses (ns) dont la taille (2000 Å) les apparente aux granules de neurosécrétion et enfin de grosses vésicules (6000 Å) qui seraient des lysosomes (vd). L'appareil de Golgi (g) est en rapport avec le réticulum lisse (vc). En phase de repos, l'ergastoplasme (er) est peu développé (X 25 000).

Fig. 2 - Dictyosome à proximité du noyau (N). La face de formation est en rapport avec des citernes claires (vc), la face de maturation est marquée par l'émission de vésicules opaques (vs) (X 100 000).

Fig. 3 - Dans le neuropile, au niveau des contacts entre fibres nerveuses, on distingue des axones parcourus de neurofibrilles (nf), des petites vésicules synaptiques claires (sy) figurant des vésicules à acétylcholine (700 - 800 Å), des vésicules de 1200 Å uniformément denses qui contiennent vraisemblablement de la sérotonine (ht). La figure myélinique (my) peut représenter un grain de lipofuscine. Au niveau du neuropile on ne peut pas caractériser des grains de neurosécrétion (X 25 000).

# ETUDE HISTOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE DE LA NEUROSECRETION CHEZ LES MOLLUSQUES GASTEROPODES PROSOBRANCHES

par Solange LE GALL et Robert CATANIA (1)


## RESUME

L'étude du système nerveux central de gastéropodes prosobranches a permis de mettre en évidence des neurones présentant des affinités pour les colorants signalétiques de la neurosécrétion. Les variations qualitatives et quantitatives de ces affinités rendent compte de l'évolution cyclique de l'activité neurosécrétrice. Les neurones sécréteurs sont dispersés dans tous les ganglions chez les mésogastéropodes et plus localisés chez les néogastéropodes.

L'étude ultrastructurale a montré au niveau des neurones sécréteurs médiodorsaux cérébropleuraux femelle de la crépidule :

- un cycle sécréteur des neurones,

- une variation annuelle de l'activité sécrétrice en corrélation avec la variation de l'activité dédifférenciatrice de cette zone.

L'équilibre hydrique, le fonctionnement de la gonade, l'évolution du tractus génital paraissent être sous contrôle de facteurs neuro-endocriniens.

## SUMMARY

Study of central nervous system of prosobranch gasteropods demonstrated the existence of neurons with affinities for typical coloration of neurosecretion. Quantitative and quantitative variations of these affinities accounts for cyclic evolution of neurosecretory activity. Secretory neurons are scattered in alls ganglia in mesogastropods and more concentrated in neogastropods.

Ultrastructural study showed in mediodorsocerebropleural secretory neurons of female crepidula : :

- a neurosecretory cycle,

- an annual variation of neurosecretory activity according to variation of regressive activity in this area.

Hydrous balance, gonad working genital tract evolution seems to be controled by neuroendocrine factors.


---

(1) Laboratoire de Zoologie et Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer, Université de CAEN.

## I - ETUDE HISTOLOGIQUE

Bien que NANSEN (1886) ait pour la première fois signalé la présence de "cellules glandulaires" dans le système nerveux central d'un Prosobranche, **Patella vulgata**, c'est à B. SCHARRER que revient le mérite d'avoir mentionné dès 1935 la présence de cellules neuro-sécrétrices chez les Gastéropodes et d'avoir pressenti l'existence de processus endocriniens chez les Invertébrés.

Parmi les travaux qui ont prolongé ces recherches, il faut citer chez les Prosobranches ceux de :

GABE (1951, 1953, 1954, 1965, 1966) chez de nombreuses espèces dont **Calyptraea sinensis** et **Crepidula unguiformis** . NOLTE, BREUCKER et KULMANN (1965) chez **Crepidula fornicata**, CHOQUET (1965) chez **Patella vulgata** ; GORF (1961, 1963) chez **Viviparus viviparus** ; ANDREWS (1968) chez **Bithynia tentaculata**.

GABE (1953) a montré que chez les Prosobranches monotocardes les neurones renfermant des produits de sécrétion avaient une taille n'excédant pas 20µ dans leur plus grand diamètre. Cette neurosécrétion a une forte affinité pour l'éosine, la fuchsine acide et l'azocarmin. Par contre, sa colorabilité par l'hématoxyline, après oxydation permanganique varie suivant les espèces.

Chez tous les Diotocardes et chez certains Monotocardes, le produit sécrété est acidophile en dépit de l'oxydation permanganique. Chez les Sténoglosses, la neurosécrétion contenue dans les neurones a une forte affinité pour la fuchsine-paraldehyde à certains stades. Ceci suggère l'existence d'un cycle évolutif. Cependant, cette coloration peut être à l'origine d'erreurs d'interprétation car les chromolipoïdes abondants dans le système nerveux central chez les Prosobranches sont colorés par la fuchsine-paraldehyde et de l'hématoxyline après oxydation permanganique.

CHOQUET (1969) chez **Patella vulgata** s'attache surtout à définir des types cellulaires en relation avec la taille et la forme des neurones.

NOLTE, BREUCKER et KULMANN (1965) chez **Crepidula fornicata** se sont efforcés de préciser l'ultrastructure des cellules neuro-sécrétrices. Cependant, une partie de leur travail concerne l'étude des ganglions cérébroïdes en microscopie photonique. Ces auteurs distinguent deux catégories de neurones, les types I et II utilisant ainsi la classification qu'ils avaient adoptée pour les Pulmonés. Chez ceux-ci, les cellules du type II sont caractérisées après coloration à la fuchsine-paraldehyde par une sécrétion formée d'une fine granulation qui remplit la totalité du cytoplasme. Ces neurones forment un système neurosécréteur. Chez **Crepidula fornicata** les cellules du type II sont éparpillés à la jonction des ganglions cérébroïdes et pleuraux. NOLTE, BREUCKER et KULMANN observent chez certains animaux une mince voie de sécrétion, cette voie est surtout visible chez les animaux moyens d'une chaîne. Quant aux neurones du type I ces auteurs ne les considèrent pas comme des cellules neurosécrétrices.

ANDREWS (1968) chez **Bithynia tentaculata**, signale des variations de l'affinité tinctoriale des cellules neurosécrétrices qui suggèrent l'existence d'un cycle.

Initialement, le cytoplasme de ces cellules est dense, intensément coloré par l'azocarmin et l'hématoxyline au fer. D'autres neurones, après coloration à la fuchsine-paraldehyde, présentent un cytoplasme violet pâle et des petites vacuoles cytoplasmiques contenant des grains fuchsinophiles. Enfin, certaines cellules sont tellement remplies de neurosécrétat que leur cytoplasme apparaît comme une masse homogène colorée en rouge sombre par la fuchsine-paraldehyde. Selon ANDREWS des migrations axonales de matériel neurosécrété ont pu être observées dans le neuropile, dans la boucle viscérale et dans des nerfs à proximité d'aires neurohémales.

CATANIA (1972) observe chez **Crepidula fornicata** trois types de neurones, ce qui l'amène à utiliser la classification adoptée par CHOQUET pour **Patella vulgata**.

Les neurones de type a (petite taille) ont un péricaryon ovoïde mesurant 5 à 6 µ.

Les neurones de type b, gros neurones unipolaires, au corps cellulaire allongé mesurant 10 à 25µ , possèdent un cône axonal important et peuvent être piriformes.

Les neurones de type c, toujours piriformes, sont les plus grands observés chez *Crepidula fornicata*. Leur péricaryon a 25 µ de long et plus de 20 µ de diamètre. Selon CATANIA, les colorants signalétiques de la neurosécrétion (fuchsine-paraldehyde et bleu alcian) ont une affinité pour de nombreuses inclusions dans les neurones et le neuropile. La coloration à la thionine-paraldehyde A.P.S. jaune naphtol montre que la plupart de ces structures n'ont aucun rapport avec la neurosécrétion. Les colorations à l'asan de Romeïs et à l'azan de Gomori montrent que certains neurones des types a et b piriformes sont colorés intensément en rouge par l'azocarmin, d'autres ont une affinité pour le bleu d'aniline et présentent une cyanophilie totale ou partielle. Après oxydation permanganique, les neurones de ces types contiennent quelquefois un matériel fuchsinophile si dense que leur cytoplasme apparaît coloré entièrement en grenat foncé par la fuchsine-paraldehyde.

Ces différences d'affinité tinctoriale sont le reflet d'une modification du produit neurosécrété. Les inclusions qui restent acidophiles après oxydation permanganique et qui sont colorées en rouge par l'azocarmin, correspondent à la mise en charge du début du cycle. Au cours de l'élaboration du produit de sécrétion, celui-ci paraît ensuite devenir cyanophile puis fuchsinophile. La coloration par fuchsine-paraldehyde après oxydation permanganique lorsqu'elle est suivie d'une coloration à l'azan semble confirmer ces observations.

CATANIA a pu faire les mêmes observations chez *Calyptraea sinensis*.

**Localisation des cellules neurosécrétrices :**

GORF (1961) chez *Viviparus*, ANDREWS (1968) chez *Bithynia*, ont montré que chez ces mésogastéropodes, les cellules neurosécrétrices sont situées dans tous les ganglions, NOLTE, BREUCKER et KULMANN (1965) observent chez *Crepidula* une zone médiodorsale riche en neurones secreteurs.

CATANIA (1973) a fait l'étude systématique de la répartition topographique des cellules neurosécrétrices au sein des ganglions du complexe céphalique où elles occupent des régions bien définies.

Chez les jeunes mâles sexuellement actifs, les cellules neurosécrétrices sont de petite taille, peu nombreuses et difficiles à observer. Elles sont situées en position médio-dorsale à la jonction des ganglions cérébroïdes et des ganglions pleuraux. Leur nombre total n'excède pas la douzaine chez un animal dont la taille est inférieure à 13 mm de longueur.

Chez l'individu changeant de sexe, les cellules neurosécrétrices sont plus nombreuses et de plus grande taille ; elles sont généralement de type b. On en dénombre une cinquantaine réparties entre la jonction cérébro-pleurale et de nouvelles zones à l'intérieur des ganglions pleuraux et œsophagiens. On dénombre en outre une vingtaine de cellules azanophiles au niveau du départ de la bouche viscérale quittant le ganglion sous-œsophagien.

Chez les femelles de grande taille (35 à 45 mm), prélevées pendant le mois de novembre et décembre, les cellules neurosécrétrices sont très nombreuses (90 à 110 par animal) et occupent des zones bien localisées. En dehors de la zone cérébro-pleurale importante, d'autres régions dont l'activité débute au moment du changement de sexe manifestent une augmentation sensible de cette activité. C'est le cas, en particulier, d'une zone latéro-ventrale externe du ganglion pleural droit et de deux zones situées dans le ganglion sous-œsophagien de part et d'autre du départ de la commissure le reliant au ganglion pleural gauche. D'autres zones actives s'observent dans le ganglion pleural droit et le ganglion sus-œsophagien au niveau du départ de la commissure qui les relie.

Chez tous les individus et quel que soit le sexe, les neurones des ganglions bucaux ne présentent pas de signe d'une activité neurosécrétrice. Par contre, chez le mâle, les neurones du ganglion viscéral ont une forte affinité pour l'azocarmin et CATANIA (inédit) a observé des migrations axonales de matériel azanophile dans le nerf viscéral au moment de la spermatogénèse.

GABE (1965) signale que chez les néogastéropodes, les neurones sécréteurs sont plus localisés.

## II - ETUDE ULTRASTRUCTURALE

Les données relatives à la cytologie infrastructurale des péricaryons neurosécréteurs des Gastéropodes Prosobranches sont rares (GABE, 1967).

SIMPSON, BERN et NISHIOKA (1966) ont observé au niveau des ganglions cérébroïdes de *Calliostoma* la présence de granules élémentaires dans des neurones qui n'avaient pas d'affinité pour les colorants signalétiques de la neurosécrétion.

NOLTE, BREUCKER et KULMANN (1965) ont décrit chez *Crepidula fornicata* Phil. deux types de granules élémentaires, contenus dans les axones du neuropile :

- des granules de 900 à 1200 Å, limités très distinctement par une membrane. Leur contenu dense et osmiophile est séparé de la membrane par une plage plus claire,

- des granules de 1200 à 1600 Å dont la membrane est moins nette.

Ces axones appartiendraient à des cellules neurosécrétrices observées par NOLTE et coll. en microscopie photonique, mais qu'ils n'ont pu retrouver en microscopie électronique.

CATANIA (1972, 1973) a précisé en microscopie photonique la localisation et les affinités tinctoriales de ces cellules au cours du cycle vital chez la crépidule en phase femelle : la zone médiodorsale de la jonction cérébro-pleurale et le ganglion pleural sont particulièrement riches en neurones sécréteurs de type b piriforme.

D'autre part, cette zone du cerveau femelle associée en culture à un tractus génital mâle, provoque sa régression à certaines périodes précises de l'année (LE GALL et STREIFF, 1973).

C'est pourquoi LE GALL et CATANIA ont étudié l'ultrastructure du ganglion pleural femelle :

- pendant sa période d'activité (décembre-janvier),

- en période d'inactivité, après la ponte (mai-juin).

Les neurones sécréteurs sont situés à la périphérie du cerveau , ils sont souvent étroitement accolés à la membrane basale du périneurium. Bien que cette basale soit perforée de nombreux pores, la migration du matériel neurosécrété à travers ces pores n'a jamais été observée chez la crépidule.

Chez la femelle en phase d'activité hormonale, l'étude ultrastructurale de l'évolution des neurones a permis de définir 4 stades (CATANIA et LE GALL, 1973).

**- Stade I :**

Neurone au stade de présécrétion des granules élémentaires (Pl. I, 1).

Le noyau est volumineux, multilobé et pénétré par endroits de profondes indentations. L'hétérochronmatine forme des masses très denses à la périphérie et au sein du nucléoplasme.

Le nucléole est volumineux. Les mitochondries sont abondantes.

Le réticulum endoplasmique granulaire est modérément développé : formé d'expansions vésiculaires ergastoplasmiques aplaties, il sert de support à de nombreux ribosomes. D'autres ribosomes, libres ou associés en polysomes, sont distribués de manière éparse dans le hyaloplasme.

L'appareil de Golgi, formé de dictyosomes de 4 à 8 couches de saccules est déjà abondant. Il présente encore un aspect quiescent.

Du glycogène forme dans le péricaryon des rosettes caractéristiques.

Les granules élémentaires de neurosécrétion sont de 2 types : 800 et 2000 Å de diamètre. Ils sont encore peu abondants.

Les neurotubules apparaissent.

- **Stade II :**

Neurone en phase d'élaboration active des granules élémentaires (Pl. I, 2).

Le noyau est très faiblement chromatique. Dans le péricaryon une couronne d'ergastoplasme concentrique l'enrobe. La membrane des vésicules ergastoplasmiques se confond par endroits avec la membrane nucléaire (Pl. I, 3).

Un important réseau d'ergastoplasme, très riche en ribosomes, parcourt tout le cytoplasme.

Les mitochondries sont toujours nombreuses.

L'appareil de Golgi est très actif. Il est associé aux tubules de transition du reticulum endoplasmique lisse. De nombreux granules élémentaires sont formés par bourgeonnement à l'extrémité des saccules. Leur membrane est en continuité avec celle du saccule (Pl.I, 4).

- **Stade III :**

Neurone en phase d'accumulation des granules élémentaires de neurosécrétion (Pl. I, 5).

Le noyau reste faiblement chromatique.

Les granules élémentaires des deux types ont envahi le hyaloplasme.

Les mitochondries sont moins abondantes et regroupées dans la zone périnucléaire.

L'ergastoplasme, moins important, se rassemble autour du noyau.

L'appareil de Golgi, moins développé, ne semble présenter qu'une activité considérablement réduite.

De nombreux et volumineux cytosomes apparaissent au sein du cytoplasme. Il est probable que leur rôle consiste à digérer la neurosécrétion "en excès" qui n'a pas été évacuée par voie axonale lors de la décharge physiologique. La capture de granules élémentaires a pu être observée dans des neurones sécréteurs situés dans la partie postérieure du ganglion pleural : des cytosomes à trame membraneuse enchevêtrée semblent absorber les granules puis englober le matériel neurosécrété. (Pl. II, 5).

- **Stade IV :**

Neurone en phase de repos après évacuation des granules élémentaires (Pl. I, 6).

Le noyau est fortement chromatique.

L'ergastoplasme est dispersé.

L'appareil de Golgi, toujours visible, semble être totalement inactif.

Quelques granules élémentaires observés au niveau des axones laisse supposer l'existence d'une évacuation axonale.

Les cytosomes sont nombreux et très denses.

Chez la femelle, pendant la phase d'inactivité du ganglion pleural, on n'observe plus que des neurones sécréteurs au stade I et IV (LE GALL, 1973).

- **Stade I :**

Neurone en présécrétion (Pl. II, 1) : on retrouve ici aussi un réticulum endoplasmique granulaire aplati servant de support à de nombreux ribosomes , un appareil de Golgi très abondant qui a participé à l'élaboration de granules élémentaires, mais qui est actuellement inactif.

La présence de nombreux cytosomes, et surtout l'accumulation de granules de sécrétion au pôle axonal du neurone suggère qu'une vidange a déjà dû se produire : il pourrait s'agir là de la mise au repos d'un neurone sécréteur dont l'activité pourrait éventuellement redémarrer lors d'un prochain cycle actif du ganglion, comme semble l'indiquer la figure, d'ergastoplasme concentrique (Pl. II, 1).

- *Stade IV :*

Neurone au stade de repos (Pl. II, 2).

L'appareil de Golgi est inactif ; l'ergastoplasme désorganisé, les cytosomes, abondants, évoluent en corps résiduels.

Notons qu'à la période où, en culture, la ganglion pleural femelle se révèle inactif sur la régression du tractus génital mâle, l'étude ultrastructurale de ce ganglion ne montre que des neurones au stade de repos ou en début d'élaboration des granules.

Au contraire, lorsqu'en culture la ganglion pleural femelle agit activement sur la régression du tractus génital mâle, l'étude ultrastructurale a permis d'observer, en plus des stades de repos, des neurones engorgés de granules élémentaires (stade d'élaboration active et stade d'accumulation).

Chez le mâle, aucune image de neurosécrétion active n'a pu être jusqu'ici observée dans les ganglions cérébroïdes et pleuraux. Par contre, au niveau antérieur et médian du ganglion pédieux, d'où part le nerf du pénis, quelques cellules riches en granules élémentaires ont été trouvées chez de très jeunes individus (Pl. II, 3) (LE GALL, inédit). Mais l'inactivité de l'appareil de Golgi et la présence de cytosomes capturant les granules élémentaires (Pl. II, 4) suggère qu'il pourrait s'agir là d'un stade d'accumulation tardif, succédant à la décharge physiologique du neurosécrétat et amorçant une phase de repos du neurone. Notre recherche s'oriente donc actuellement vers l'étude du cerveau de mâles plus jeunes.

L'étude ultrastructurale a également permis d'observer la présence de nombreux cytosomes dans les neurones sécréteurs : leur nombre va croissant avec l'âge de l'animal.

GABE (1965) a signalé l'abondance des chromolipoïdes dans le système nerveux central des Prosobranches.

NOLTE, BREUCKER et KULMANN (1965) ont observé de nombreux cytosomes dans les neurones de type I chez *Crepidula* ; le rôle de ces cytosomes reste inconnu.

LE GALL et CATANIA (inédit) ont entrepris l'étude des différents organites cytoplasmiques qui constituent l'appareil vaculoaire des neurones sécréteurs de *Crepidula fornicata* : vésicules hérissés (= coated vesicle) corps en croissant (= cup like body), cytosomes (= corps denses) évoluant en corps résiduels. La présence de mitochondries et de granules élémentaires dans les cytosomes laisse supposer qu'il s'agit d'autolysomes (= cytolysomes = cytosegrésomes autophagiques).

Les neurones situés dans la zone latéro-ventrale externe du ganglion pleural femelle ont un aspect particulier : le hyaloplasme apparaît presque totalement envahi par de volumineux cytosomes dispersés parmi les granules élémentaires de neurosécrétion.

Les cytosomes se présentent sous l'aspect soit de corps lamellaires, soit de corps denses multilobés, soit même de flaques lipidiques. Les formes lamellaires semblent constituer des structures d'accueil progressivement envahies par les granules qui les cernent.

Le contenu des granules se répartit d'abord uniformément dans l'ensemble de l'organite, puis s'accumule dans des sites qui deviennent plus denses aux électrons. L'organite lamellaire prend alors l'aspect d'un cytosome.

Ce phénomène rappelle par ses modalités celui décrit par FARQUHAR (1969) dans les cellules pituitaires du rat.

Plusieurs auteurs ont tenté d'établir une corrélation entre la localisation, le cycle d'activité des cellules neurosécrétrices et certains types d'actions neuroendocrines spécifiques.

1) RAPPORTS AVEC L'OSMOREGULATION

BODDINGIUS (1960) chez **Patella vulgata** et GORF (1961) chez **Viviparus viviparus**, ont observé des modifications morphologiques des cellules neurosécrétrices, consécutives à des variations de la pression osmotique du milieu ambiant.

Leurs expériences suggèrent que le métabolisme hydrique pourrait être sous le contrôle de cellules neurosécrétrices qui agiraient par voie humorale.

2) RAPPORTS AVEC LA REPRODUCTION

**a) La gonade**

La relation entre l'état génital et l'évolution des cellules neurosécrétrices a été évoquée par GABE (1951) chez les hétéropodes. Cet auteur note qu'à un stade immature, ou chez l'adulte en période de repos sexuel, les cellules neuro-sécrétrices du ganglion cérébroïde de **Firola** présentent des signes de "mise en charge" du matériel neurosécrété. Au contraire, en période d'activité sexuelle, ces neurones sécréteurs montrent des figures de "vidange".

Les mêmes constatations sont faites chez les prosobranches monotocardes (GABE, 1953).

Selon NOLTE, BREUCKER et KUHLMANN (1955) les cellules neurosécrétrices du complexe cérébro pleural de **Crepidula fornicata** sont plus actives au moment de l'ovogénèse.

CATANIA (1972) confirme ces observations chez **Crepidula fornicata**. Il constate que, tant au point de vue qualitatif que quantitatif, les neurones sécréteurs présentent des variations saisonnières qui se traduisent par une augmentation des cellules azanophiles pendant la période allant de novembre à janvier. C'est pendant cette période que s'établit la vitellogénèse.

La cyanophilie de ces cellules et la décharge du neurosécrétat s'accentuent pendant les périodes de janvier à avril, au moment de la ponte.

CHOQUET (1965) note qu'en culture organotypique, les ganglions cérébroïdes de **Patella vulgata** provoquent l'accélération de la spermatogenèse dans les gonades au repos qui lui sont associées. Au contraire, la présence de tentacules oculaires entraîne un ralentissement de cette spermatogenèse.

Cet ensemble d'observation suggère l'hypothèse d'un conditionenment humoral du fonctionnement de la gonade.

**b) Le tractus génital**

GABE (1965) envisage chez les hétéropodes la possibilité d'un déterminisme humoral dans la dédifférenciation des voies génitales.

Chez **Calyptrea sinensis**, STREIFF (1966) a démontré, en utilisant la technique des cultures organotypiques, que la morphogénèse et la régression du pénis étaient sous la dépendance de substances neuroendocrines.

Les travaux de LUBET et STREIFF (1969) utilisant des méthodes d'ablations, de greffes et de cultures organotypiques, ont confirmé l'existence d'un facteur endocrinien dédifférenciateur dans le complexe cérébropleural de la crépidule en phase femelle. Ces observations ont été précisées par LE GALL et STREIFF (1973), la méthode des cultures organotypiques leur a permis de montrer que l'émission du facteur dédifférenciateur n'était pas constant dans le temps : chaque année, les deux maxima d'activité dédifférenciatrice sont séparés par des périodes d'inactivité du ganglion.

Une étude ultrastructurale menée en parallèle (LE GALL, 1973) met en évidence un synchronisme entre l'activité sécrétrice des neurones de la jonction cérébropleurale femelle et l'activité dédifférenciatrice de cette zone. Cette relation permet de penser que le facteur endocrinien dédifférenciateur correspond au matériel sécrété par les neurones "cérébropleuraux médiodorsaux".

Les travaux à venir devront rechercher les corrélations existant entre la localisation, le cycle de neurones sécréteurs bien déterminés et certaines actions neuroendocrines mises en évidence expérimentalement.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ANDREWS E.B., 1968. - An anatomical and histological study of the nervous system of Bithynia tentaculata (Prosobranchia) with special reference to possineurosecretory activity, Proc. Malac. Soc. Lond. **38**, p. 213-232.

BERN H.A., 1962. - The properties of neurosecretory cells. Gen. Comp. Endocrin. Suppl. 1, p. 117-132.

BODDINGIUS J., 1960. - Neurosecretion in Patella. - Proc. Kon. Acad. Wet. Ser. C., **69**, : 97-101.

CATANIA R., 1972. - Contribution à l'étude de la neurosécrétion dans le système nerveux central de **Crepidula fornicata** Phil.(Mollusque gastéropode prorobranche). - Thèse de 3ème cycle, Université de CAEN.

CATANIA R., 1973. - Les cellules neurosécrétrices et leur localisation au cours du cycle vital dans le système nerveux central de **Crepidula fornicata** Phil. Mollusque gastéropode hermaphrodite. - C. R. Acad Sc.**276**, 801-804.

CATANIA R., et LE GALL S., 1973. - Etude ultrastructurale du cycle sécréteur des neurones de la jonction cérébro-pleurale chez **Crepidula fornicata** Phil. en phase femelle. C. R. Acad. Sc., **276** : 2195-2197.

CHOQUET M., 1965. - Recherches en culture organotypique sur la spermatogenèse chez **Patella vulgata** L. (Mollusque Gastéropode). Rôle des ganglions cérébroïdes et des tentacules. C. R. Acad. Sc., **261** : 4521-4524.

CHOQUET M et LEMAIRE J , 1969. - Etude histologique du complexe tentacule, ganglion cérébroïde de **Patella vulgata** (Mollusque Gastéropode Prosobranche). - Bull. Soc. Zool. FR., **94** (I) : 39-55.

FARQUHAR M.G., 1969. - Lysosomes function in regulating secretion, disposal of secretory granules in cells of the pituitary gland. In Lysosomes in biology and pathology. North Holland Amsterdam : 462-482.

GABE M. - 1951. - Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Pterotracheïdae (hétéropodes). - Rev. Cand. Biol., **10** : 391-410.

GABE M., 1953. - Particularités histologiques des cellules neurosécrétrices chez quelques Prosobranches Monotocardes. - C. R. Acad. Sc., **236** : 333-336.

GABE M., 1965. - Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des hétéropodes (Gastéropodes Prosobranches). - Z. Morph. Okol Tiere, **55** : 1024-1079.

GABE M., -1965. - La neurosécrétion chez les Mollusques et ses rapports avec la reproduction. - Arch. Anat. Micr. **54** : 371-385.

GABE M., 1966. - Neurosécrétion. - Oxford Pergamon Press.

LE GALL S., 1974. - Synchronisme entre l'activité sécrétrice des neurones de la jonction cérébropleurale et l'activité dédifférenciatrice de cette zone chez **Crepidula fornicata** Phil. en phase femelle. - C.R. Acad. Sc. **278** : 939-942.

GORF A., 1961. - Untersuchungen über Neurosekretion bei der Sumpfdckelschnecke **Vivipara vivipara** L.- Zool. Jhbch., Physio., **79** : 379-404.

GORF A., 1963. - Der Einfluss des sichtbaren Lichtes auf die Neurosekrétion der Sumpfdeckelschnecke **Vivipara vivipara** L. - Zoll. Jhbch., Physiol., **70** : 266-277.

LUBET P. et STREIFF W. - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogénèse du pénis et l'activité génitale de **Crepidula fornicata** Phil. Cours et documents de Biologie.- Gordon et Breach Paris : 141-159.

NOLTE A , BREUCKER H. et KUHLMANN D., 1965.- Cytosomale Einschlüsse und Neurosekret in Nervengewebe von Gastropoden Untersuchungen and Schlundring von **Crepidula fornicata** L. (Prosobranchier Gastropoda).- Z. f. Zellforsch., **68** : 1-27.

SIMPSON L., BERN H.A. and NISCHIOKA R., 1966. - Survey of evidence for neurosecretion in gastropod Molluscs. - Am. Zoll., **6** : 123-138.

STREIFF W., 1966. - Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un mollusque hermaphrodite protandre **Calyptrea sinensis** L. - Ann. Endocrin., **27**, 3 b : 385-400.

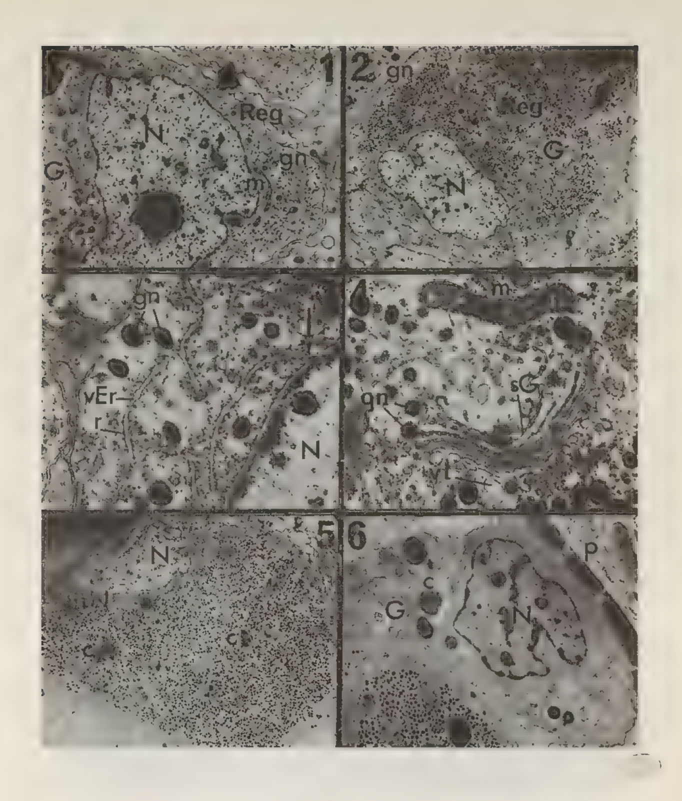



PLANCHE I (Clichés LE GALL)

Neurones de la jonction cérébro-pleurale chez la crépidule en phase femelle au mois de décembre (période d'activité neurosécrétrice du ganglion).

1 : : (Gx7500) Neurone sécréteur en début d'élaboration des granules élémentaires.

2, 3, 4 : (Gx3500, 35000 et 35000) Neurone sécréteur au stage d'élaboration active des granules élémentaires.

5 : (Gx4000) Neurone sécréteur au stade d'accumulation des granules.

6 : (Gx6000) Neurone en phase de repos.

c : cytosome - ErN : ergastoplasme périnucléaire - Reg : reticulum endoplasmique granulaire (ergastoplasme) - vEr : vésicule ergastoplasmique - G : dictyosome de l'appareil de Golgi - sG : saccule Golgien - gn : granule élémentaire de neurosécrétion - m : mitochondrie - N : noyau - p : périneurium - r : ribosome - vt : vésicule ou tubule de transition du reticulum lisse.

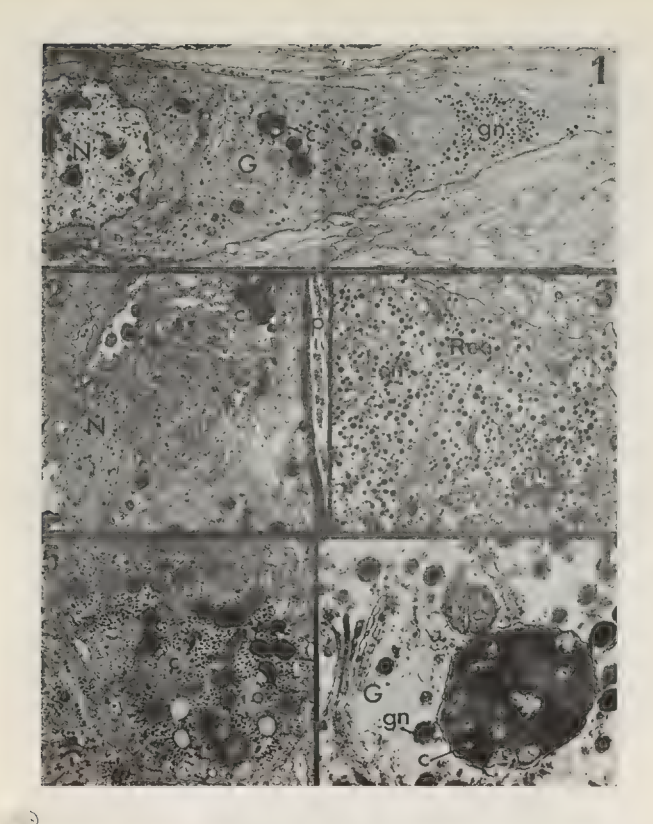



PLANCHE II (Clichés LE GALL)

1-2 : Neurones sécréteurs de la jonction cérébro-pleurale chez la crépidule en phase femelle au mois de mai (période d'inactivité du ganglion)

1 : (Gx10000) Neurone au stade de présécrétion).

2 : (Gx4000) Neurone au repos

3-4 : Neurone sécréteur de l'extrémité postérieure du ganglion pédieux chez un jeune mâle de crépidule.

3 : (Gx12000) Hyaloplasme d'un neurone sécréteur

4 : (Gx55000) L'appareil de Golgi est quiescent. Absorption des granules élémentaires sur la membrane d'un cytosome et crinophagie du matériel neurosécrété.

5 (Gx6000) Capture des granules élémentaires par des cytosomes (corps denses membraneux) et crinophagie, dans un neurone du ganglion pleural d'une femelle en période d'activité endocrine.

# DONNEES EXPERIMENTALES SUR LA FONCTION DES CELLULES NEUROSECRETRICES ET DES ORGANES ENDOCRINES CHEZ LES MOLLUSQUES PULMONES (1)

par J. JOOSSE (2)

## RESUME

Les cellules neurosécrétrices du cerveau contrôleraient la différenciation de la lignée mâle, la lignée femelle apparaissant par autodifférenciation. La vitellogenèse serait stimulée par les corps dorsaux. Des hormones issues de la gonade contrôleraient la différenciation et l'activité sécrétrice du tractus génital.

L'osmorégulation serait contrôlée par des hormones issues des ganglions pleuraux pariétaux et viscéraux.

Enfin, les ganglions cérébroïdes stimuleraient la croissance et le métabolisme.

## SOMMARY

The neurosecretory cells of the brain would probably control the differenciation of the male cells of the ovotestis, the female one depending upon self differentiation. Vitellogenesis would be stimulate by the hormon secreted by the dorsal bodies. Hormon like substances liberated by the gonad will assume the differenciation of the genital tract and its functionning.

Osmoregulation would be control by hormones secreted by pleural, parietal and visl. ganglia. The cerebral ganglia stimulating growth and metabolism.

* * * *

Le résumé traite des données expérimentales dans le domaine endocrinologique obtenues chez les Gastéropodes Pulmonés.

Dans l'introduction sont exposées quelques données de méthodologie qui se présentent lors des expériences avec les Pulmonés. Puis trois points principaux sont discutés (cf. BOER et JOOSSE, 1974).

---

(1) Les résultats seront publiés amplement par BOER et JOOSSE dans «The Pulmonata» (éd. V. FRETTER), Acad. Press, Oxford, 1974,

(2) Laboratoire de Biologie, Université Libre, Amsterdam, Pays-Bas.

## I - LA REPRODUCTION

Tous les Pulmonés sont hermaphrodites. Néanmoins, l'activité sexuelle mâle et femelle est très probablement contrôlée tout-à-fait séparément. Les données actuelles mènent l'auteur à l'hypothèse suivante : les cellules sexuelles mâles se différencient sous l'influence d'un facteur androgène issu des ganglions cérébroïdes. Ce facteur stimule également toute la spermatogenèse. Le centre de production de ce facteur n'a pas encore été localisé. Les cellules sexuelles femelles se forment par autodifférenciation. La vitellogenèse est stimulée par l'hormone des corps dorsaux. Deux hormones (mâle et femelle) de l'ovotestis stimulent la différenciation des glandes sexuelles accessoires et leur activité sécrétrice. Le déversement du facteur femelle de l'ovotestis est stimulé par l'hormone des corps dorsaux (JOOSSE, 1972).

## II - L'OSMOREGULATION ET L'EQUILIBRE DES IONS

Il y a très probablement deux hormones qui influencent l'osmorégulation et le transport des ions. A ce sujet on n'a fait des expérimentations que chez **Lymnaea**. Les cellules "vert foncé" des ganglions pleuraux stimulent la production d'une urine hypotonique, les cellules "jaune" des ganglions pariétaux et du ganglion viscéral stimulent le transport des ions dans la peau et dans les reins (WENDELAAR BONGA, 1972).

## III - LA CROISSANCE ET LE METABOLISME

Ce n'est que chez **Lymnaea stagnalis** que la régulation de ces mécanismes a été examinée. Les cellules "vert clair" des ganglions cérébroïdes stimulent la croissance du corps et la synthèse des protéines. Des centres endocrines du lobe latéral règlent l'équilibre entre la croissance et la reproduction. Quand on arrête la croissance et la reproduction par cautérisation des cellules "vert clair" et les corps dorsaux il se produit une accumulation beaucoup plus forte des réserves de glycogène. On arrive au même résultat à une température basse, obtenue de manière artificielle (GERAERTS, 1973 ; JOOSSE et al. , 1973).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BOER H.H., et JOOSSE J., 1974. - Endocrinology of the Pulmonata. In : The Pulmonata (éd. V. Fretter). - Acad. Press, Oxford.

JOOSSE J., 1972. - Endocrinology of reproduction in molluscs. - Gen. Comp. Endocrinol.

JOOSSE J., GERAERTS W.P.M , BOHLKEN S et FLOOR A., 1973. - Some effects of endocrine centres in the cerebral ganglia of **Lymnaea stagnalis** on protein synthesis and the biochemical composition of various organs. - Gen. Comp. Endocrinol. (dans la presse).

GERAERTS W P M., 1973. - Effects on growth of endocrine centres in the cerebral ganglia of **Lymnaea stagnalis**. - Gen. Comp. Endocrinol. (dans la presse).

WENDELAAR BONGA S.E., 1972. - Neuroendocrine involvement in osmoregulation in a freshwater mollusc, **Lymnaea stagnalis**. - Gen. Comp. Endocrinol. Suppl. 3, 308-316.

# CONSIDERATIONS SUR LA MORPHOGENESE ET L'EVOLUTION DE LA COMMISSURE VISCERALE CHEZ LES GASTEROPODES PULMONES

par J. REGONDAUD, P. BRISSON et M. de LARAMBERGUE (1)

## RESUME

L'interprétation de l'évolution de la commissure viscérale chez les Gastéropodes Pulmonés a été abordée par l'étude de sa morphogenèse au cours du développement embryonnaire chez quelques espèces appartenant à diverses familles.

Les théories de NAEF et MERKER sur la genèse de l'euthyneurie et celles de SIMROTH et BARGMANN sur les homologies des ganglions de la commissure viscérale chez les formes primitives et plus évoluées sont confirmées par les observations embryologiques.

## SUMMARY

The interpretation of the evolution of the visceral commissure in the Gastropoda Pulmonata was approached by studying its morphogenesis during the embryonic development of some species related to different families.

The theories of NAEF and MERKER on the genesis of the euthyneury and those of SIMROTH and BARGMANN on the homologies of the ganglions of the visceral commissure in primitive and more advanced forms are confirmed by embryological observations.

## I - INTRODUCTION

L'étude du système nerveux des Gastéropodes montre une tendance générale à la concentration des ganglions dans la région céphalique. Dans le cas précis de la commissure viscérale, cette évolution plus ou moins accentuée suivant les groupes a donné lieu à diverses interprétations.

Il est admis depuis SPENGEL (1881) que l'asymétrie fondamentale du plan d'organisation des Gastéropodes, et en particulier "la streptoneurie" de la commissure viscérale rencontrée chez les Prosobranches, chez quelques Opisthobranches (**Acteonidae**) et Pulmonés archaïques (**Chilinidae**), résulte de la torsion que subit au cours du développement la masse viscérale par rapport au complexe céphalo-pédieux. Mais, chez la plupart des Opisthobranches et des Pulmonés le croisement de la commissure viscérale a le plus souvent disparu, ce qui conduit à l'"euthyneurie".

Chez les Prosobranches, cette commissure très généralement streptoneure comprend trois ganglions : l'abdominal, en position médiane, relié aux ganglions pleuraux par les connectifs infra-intestinal et supra-intestinal qui portent chacun leur ganglion respectif.

---

(1) Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale, Université de Poitiers.

Chez les Opisthobranches et les Pulmonés archaïques apparaissent, sur la longue commissure encore croisée, en arrière des ganglions pleuraux, deux ganglions pariétaux : la commissure comporte alors cinq ganglions distincts : un pariétal, un infra-intestinal, un abdominal, un supra-intestinal et un pariétal.

Chez la plupart des Opisthobranches et des Pulmonés, la tendance à la céphalisation s'accompagne d'une réduction par fusion du nombre des centres nerveux selon des modalités variées.

Plusieurs théories et hypothèses ont été proposées pour expliquer d'une part le passage de la streptoneurie à l'euthyneurie et d'autre part l'homologie des ganglions avec ceux des formes archaïques.

L'étude de la commissure viscérale au cours de l'embryogenèse nous paraît apporter des arguments nouveaux à l'appui de certaines interprétations.

## II - EXAMEN DES DIVERSES CONCEPTIONS SUR LA REALISATION DE L'EUTHYNEURIE ET SUR L'HOMOLOGIE DES GANGLIONS

1) PELSENEER (1893, 1901) et PLATE (1895) expliquent le passage à l'euthyneurie par une détorsion secondaire qui ramènerait le complexe palléal vers la droite (chez les formes dextres) comme cela se produit chez certains Opisthobranches. Pour les Pulmonés, cette hypothèse ne paraît pas acceptable car les principaux viscères (cœur, rein, intestin terminal...) ont conservé une disposition asymétrique comparable à celle des Prosobranches.

2) NAEF (1911) invoque seulement le raccourcissement des connectifs ce qui entraîne la commissure viscérale hors de la zone intéressée par la torsion ; le ganglion supra-intestinal se trouve ainsi ramené à droite et le ganglion infra-intestinal à gauche. MERKER (1913) adopte cette conception, mais pense que le ganglion abdominal a subi une rotation sur lui-même et il en voit la preuve dans le croisement effectif des nerfs issus de ce ganglion. En effet, ce croisement des nerfs est particulièrement bien visible chez les Bassommatophores (BRISSON, 1964). Pour les formes dextres, le nerf anal passe sous les autres nerfs issus du ganglion "abdominal" et sous l'aorte. Il se rend, à droite, dans la région anale et s'anastomose au niveau du vagin avec le nerf palléal externe issu du ganglion pariétal droit. Pour les formes senestres, la disposition topographique est inverse (Pl. I, fig. 2). MERKER admet, en plus, un échange réciproque des territoires d'innervation latéraux entre les ganglions supra-intestinal et infra-intestinal.

3) KRULL (1933) a proposé une théorie originale, reprise par BULLOCK et HORRIDGE (1965), en se fondant sur le cas très particulier des Prosobranches *Neritoidea*. Pour lui, l'euthyneurie des Pulmonés résulterait de la zygose du ganglion pariétal droit avec le ganglion infra-intestinal, puis de la disparition de la branche supra-intestinale et de son ganglion et enfin de la fusion du ganglion infra-intestinal avec l'abdominal (Pl. I, fig. 1). HUBENDICK (1945) adopte cette interprétation tout en l'aménageant : la zygose se réaliserait, pour lui, entre le ganglion pariétal droit et un ganglion accessoire néoformé (Pl. I, fig. 1). Pour l'auteur, cette théorie impliquerait que l'osphradium des Pulmonés innervé par le ganglion pariétal, et celui des Streptoneures innervé par le supra-intestinal ne soient pas homologues.

4) BARGMANN (1930) reprenant et complétant les interprétations de SIMROTH (1910) sur l'homologie des centres nerveux, établit une comparaison entre Prosobranches, Pulmonés archaïques et Pulmonés plus évolués. Elle propose différentes modalités conduisant à la réduction du nombre des ganglions de la commissure viscérale (Tableau A). Ainsi, le passage du type primitif à cinq ganglions au type à trois ganglions (*Lymnaeidae* par exemple) aboutirait à la disposition suivante :

- un ganglion "pariétal" droit provenant de la fusion du pariétal et du supra-intestinal qui garde ses relations avec l'osphradium,

- un ganglion "abdominal" résultant de la coalescence des ganglions abdominal et infra-intestinal, chacun restant en rapport avec son territoire d'innervation respectif, ce qui explique le croisement des nerfs issus de ce centre complexe,

- un ganglion pariétal gauche qui, pour cet auteur, serait une néoformation caractéristique des Pulmonés. En outre, le fait que le ganglion supra-intestinal soit encore bilobé chez quelques formes archaïques (*Chilina mulleri*, *Latia neritoïdes*) (Pl. I, fig. 5 et 6) lui suggère que le pariétal droit pourrait être, de même, une néoformation individualisée. Pour BULLOCK et HORRIDGE (1965) ces ganglions pariétaux représentent probablement une "portion" détachée des ganglions pleuraux.

Ces différentes théories font apparaître des divergences sur les modalités de l'évolution de la commissure viscérale et sur l'homologie des ganglions.

Des observations plus récentes sur les muscles rétracteurs du bulbe buccal ont apporté de nouveaux éléments (BRISSON, 1962-1963). Chez la plupart des Basommatophores, le bulbe buccal est relié à la musculature pédieuse par deux faisceaux de muscles rétracteurs à peu près parallèles. Ces muscles présentent une disposition asymétrique par rapport à la commissure viscérale : le muscle droit passe au-dessous, le gauche au-dessus de celle-ci pour les formes dextres, c'est l'inverse pour les espèces senestres (Pl. I, fig. 2). Cette disposition caractéristique a été observée également chez les espèces à commissure viscérale longue et croisée, telles *Chilina dombeiana* (PLATE, 1911) et *Chilina fluctuosa* (REGONDAUD). Cette disposition qui semble en rapport avec le sens dextre ou senestre de la torsion peut être interprétée comme le vestige de la position supra-intestinale et infra-intestinale des branches de la commissure viscérale.

- Chez les *Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Bulinidae*, *Physidae*, la dissymétrie entre les ganglions pariétaux (le droit nettement plus développé chez les espèces dextres, l'inverse chez les espèces senestres) incline à penser à une origine complexe du ganglion le plus volumineux. GUBICZA (1970), à la suite d'une étude cytologique des centres nerveux de *Lymnaea stagnalis*, a dénombré les neurones de chaque ganglion. Il constate que ce nombre est trois fois plus élevé pour le ganglion pariétal droit que pour le ganglion pariétal gauche. Il en conclut que le ganglion pariétal droit est un centre complexe provenant de la fusion de deux ganglions : ("right parietal and right abdominal ganglions").

L'étude de la morphogenèse de la commissure viscérale apporte des données nouvelles facilitant l'interprétation des formations ganglionnaires complexes.

## III - OBSERVATIONS EMBRYOLOGIQUES

Chez *Lymnaea stagnalis* (REGONDAUD, 1961-1964), la première ébauche de la commissure viscérale apparaît à un stade prétorsionnel sous forme de deux cordons indépendants d'importance inégale : celui de droite, long, atteint le tiers postérieur du corps ; celui de gauche est beaucoup plus court (Pl. II, fig. 1). Lorsque débute la torsion, la commissure est complète et présente la structure suivante :

- une longue branche droite, relevée, dont l'extrémité distale porte un renflement ganglionnaire qui envoie un nerf vers une invagination ectodermique, ébauche de l'osphradium ; ce renflement correspond donc au ganglion supra-intestinal,

- une branche gauche courte rejoignant obliquement une masse ganglionnaire bilobée, sous œsophagienne, reliée par un connectif au ganglion supra-intestinal. La partie postérieure de la commissure viscérale qui porte les formations précitées, est située en arrière du sillon ventral séparant le pied de la masse viscérale, dans une région soumise à la torsion. Ainsi s'explique la position asymétrique des deux branches droite et gauche de cette commissure qui sont respectivement au-dessus et au-dessous d'un plan frontal passant par l'œsophage (Pl. II, fig. 2).

Les processus morphogénétiques se poursuivant, l'obliquité de la commissure s'accentue tandis qu'apparaissent, en arrière des pleuraux, deux nouveaux ganglions, les pariétaux : un à droite en avant du supra-intestinal, l'autre à gauche sur le connectif allant à la masse ganglionnaire bilobée (Pl. II, fig. 3). Cette dernière donne naissance, dans sa partie gauche, à un nerf aboutissant au bourrelet palléal inférieur qui, situé primitivement à gauche, gagne progressivement le côté droit du fait de la torsion. Ce nerf suit alors un trajet de plus en plus oblique conduisant à la disposition croisée du nerf anal.

C'est à ce stade que se mettent en place, horizontalement, les deux muscles rétracteurs du bulbe buccal. Ils croisent alors asymétriquement la commissure viscérale très inclinée, celui de gauche passant au-dessus et celui de droite au-dessous.

Mais à la différence de certains *Archaeogastropoda* chez lesquels la torsion correspond en partie, à une crise très rapide (CROFTS, 1937 et 1955), ce phénomène se déroule lentement chez les Pulmonés. Ainsi, la masse viscérale présentant une croissance allométrique majorante par rapport à la commissure viscérale, cette dernière se trouve assez vite totalement localisée dans le complexe céphalopédieux non soumis à la torsion. La commissure va prendre petit à petit une position d'équilibre qui la ramènera dans un plan presque horizontal, l'asymétrie des muscles rétracteurs bulbaires apparaissant dès lors, comme la conséquence d'un début de torsion ayant affecté temporairement cette partie du système nerveux.

A l'éclosion, on n'observe plus que trois ganglions distincts :

– un pariétal gauche,

– un "abdominal" provenant de la fusion de l'infra-intestinal (dont le nerf anal est issu) et de l'abdominal,

– un "pariétal" droit correspondant à la coalescence du supra-intestinal et du pariétal droit (Pl. II, fig. 3).

La torsion dont la réalité n'est pas contestable se traduit par le déplacement des organes qu'elle entraine tels : le bourrelet palléal inférieur, l'anus, le poumon, le cœur, les calottes à "albumine" du mésentéron. Elle ne semble cependant pas aboutir à une rotation de 180° de la masse viscérale. Cette rotation est incomplète du fait, peut-être, de l'extention de la cavité pulmonaire qui peut constituer un obstacle mécanique à son achèvement.

Chez **Bulinus contortus**, senestre, l'étude du développement embryonnaire montre un déroulement des phénomènes morphogénétiques très comparables à ceux précédemment décrits, compte tenu du fait que la disposition des organes est énanthiomorphe.

Chez **Chilina fluctuosa**, la première ébauche de la commissure viscérale apparaît à un stade prétorsionnel chez la jeune véligère sous forme d'un massif cellulaire situé à peu près dans le plan de symétrie de l'animal, vers le milieu de la masse viscérale, entre les cellules à "albumine" du mésentéron et l'épithélium ventral (Pl. II, fig. 4). Etant donnée la très petite taille des embryons, les étapes intermédiaires sont difficiles à suivre. Au début de la torsion, la commissure ne semble pas être complète, la branche droite, longue, oblique vers le haut, présente un renflement au voisinage de l'ébauche osphradiale. La branche gauche, très ventrale, située nettement au-dessous du tube digestif est plaquée contre la paroi antérieure de la poche mésentérique gauche. Lorsque la commissure est complète, elle présente la disposition suivante :

– Du côté gauche, la branche infra-intestinale porte, un peu en arrière du pleural gauche, un ganglion pariétal. Ce dernier est relié par un long connectif, oblique vers l'arrière, au ganglion infra-intestinal qui est situé à droite du tube digestif, mais dans un plan plus ventral.

L'abdominal est un peu plus dorsal mais juste en arrière de l'infra-intestinal auquel il est relié par un très court connectif.

– Du côté droit, l'autre branche de la commissure se dirige dorsalement, légèrement inclinée vers l'arrière. Le ganglion pariétal droit est situé près du supra-intestinal qui est localisé au-dessus du tube digestif, en avant de l'infra-intestinal (Pl. II, fig. 5). La liaison du supra-intestinal à l'abdominal se fait par un long connectif dorso-ventral incliné vers l'arrière.

La partie distale de la commissure viscérale reste localisée en arrière du sillon pédieux postérieur. Chez l'adulte, la disposition générale diffère peu, les ganglions pariétal droit et supra-intestinal étant toutefois très rapprochés (Pl. I, fig. 4). Par rapport à **Lymnaea stagnalis**, la mise en place de la commissure est donc plus progressive, mais elle aboutit à une asymétrie beaucoup plus caractéristique proche de la streptoneurie typique (Pl. II, fig. 6).

Chez **Ancylastrum fluviatile**, espèce senestre, au cours de l'ontogenèse, les branches de la commissure viscérale restent sensiblement dans un même plan parallèle à la sole pédieuse. Au stade post-torsionnel, un embryon montre, en arrière des deux volumineux ganglions cérébroïdes plurilobés, les deux branches parallèles entre elles et disposées symétriquement de part et d'autre de la gaine radulaire (Pl. III, fig. 1, 2 et 3 ; Pl. I, fig. 3 a). La masse viscérale, chez l'embryon, est allongée en arrière de la région céphalo-pédieuse. La commissure qui s'étend un peu au-delà de la limite du sillon pédieux est peu affectée par le mouvement lent de torsion qui résulte d'une croissance différentielle. Les connectifs cérébro-pleuraux, cérébro-pédieux et pleuro-pédieux dessinent de chaque côté le classique triangle latéral de LACAZE-DUTHIERS, dont le ganglion pleural est prolongé vers l'arrière, par la branche de la commissure viscérale qui porte des formations ganglionnaires nettement individualisées. La branche gauche, plus longue que la droite, présente en arrière du ganglion pleural, un ganglion bilobé très allongé assimilable au "pariétal" par son nerf qui se rend à l'osphradium déjà très développé. En arrière de ce "pariétal", l'"abdominal" légèrement lobé s'étire dans le sens transversal ; il est relié par un long connectif (disposition qui persiste chez l'adulte (Pl. I, fig. 3 b) passant sous l'oesophage, au ganglion pariétal droit. Ce dernier est situé, en arrière du pleural, sur la courte branche droite de la commissure.

Les embryons d'*Acroloxus lacustris* (espèce dextre) (Pl. III, fig. 4) présentent également une longue commissure viscérale située dans un même plan légèrement relevé vers l'arrière par rapport au plan pédieux. A gauche, la branche de la commissure plus courte que la droite porte un ganglion pariétal. A droite, se trouve l'autre ganglion "pariétal" et sur le connectif le reliant à l'"abdominal" médian, se différencie une petite masse considérée comme un ganglion accessoire.

Chez ces embryons d'espèces patelliformes, la commissure viscérale a une disposition qui rappelle celle des Basommatophores limniques supérieurs : en arrière des deux pleuraux se trouvent deux pariétaux et un abdominal. Pour *Ancylastrum* senestre, la disposition est analogue à celle des *Planorbidae*, et pour *Acroloxus*, dextre, à celle des *Lymnaeidae* (Pl. I, fig. 2). Chez *Ancylastrum*, la présence d'un "pariétal" bilobé rappelle la disposition rencontrée chez les embryons de *Lymnaea stagnalis* et permet d'attribuer une origine complexe à ce ganglion. L'évolution morphogénétique aboutira, chez l'adulte de ces espèces, à la présence de trois ganglions : deux pleuro-pariétaux encadrant un abdominal. Les muscles rétracteurs du bulbe buccal qui font défaut chez *Ancylastrum* se mettent en place chez *Acroloxus*, en passant tous les deux au-dessous de la commissure. Cette disposition montre le peu d'influence de la torsion sur la commissure viscérale.

Chez les Stylommatophores, parmi les travaux anciens, HENCHMAN (1890) étudie avec beaucoup de précision l'origine et le développement du système nerveux de *Limax maximus*. Cet auteur décrit et figure dans les derniers jours du développement l'inégalité existant entre, d'une part la longueur des deux branches de la commissure viscérale, la droite étant plus longue, et d'autre part le volume des ganglions pariétaux, le droit étant plus développé et situé à un niveau plus élevé que le pariétal gauche. Le ganglion "abdominal" qui relie les deux pariétaux en passant sous l'œsophage a, de ce fait, une position inclinée par rapport au plan pédieux. L'auteur observe ensuite la fusion du "pariétal" droit avec l'"abdominal".

PELSENEER voit dans les "Euthyneures des Streptoneures détordus" (ce que BOUTAN (1902) considère comme une idée préconçue) et il fournit parmi les preuves de cette détorsion "les restes de torsion que présentent les Euthyneures". Ainsi chez l'embryon d'*Helix*, à l'éclosion, "le centre supra-intestinal et la moitié droite de la commissure viscérale sont encore plus haut que la moitié gauche".

GHOSE (1962) signale aussi dans la morphogénèse du système nerveux d'*Achatina fulica*, une légère asymétrie du système nerveux due à la torsion.

Chez les embryons post-torsionnels d'*Archachatina marginata*, (BRISSON, 1968) le système nerveux est caractérisé par des formations ganglionnaires reliées par de longs connectifs. La commissure viscérale, longue, s'étend dans la base de la masse viscérale fortement saillante au-dessus du complexe céphalo-pédieux. Cette commissure présente alors une position presque verticale et se trouve, de ce fait, soumise au phénomène de torsion. Il en résulte une asymétrie de ses branches droite et gauche. La branche droite portant le gros ganglion "pariétal" est plus redressée et plus longue que la branche gauche dont le pariétal est moins volumineux (Pl. III, fig. 5). Le ganglion "abdominal" étiré passe sous l'œsophage en position oblique. Cette dissymétrie disparaîtra chez l'embryon bien avant l'éclosion chez cette espèce (contrairement à ce qui se passe chez *Helix*) ; les trois ganglions nerveux de la commissure sont alors concentrés dans la région céphalique.

Chez les embryons d'*Helix*, on retrouve la même disposition que chez les embryons jeunes d'*A. marginata* : branches droite et gauche de la commissure dissymétriques, ganglions individualisés. Les ganglions pariétal gauche et "abdominal" fusionneront chez l'adulte (type heliciforme de BARGMANN).

## IV - CONCLUSION

L'intérêt que présente l'étude des phénomènes de torsion et d'évolution des centres nerveux ches les Gastéropodes Pulmonés est attesté par le nombre des travaux anciens qui portent, en général, sur la description de formes adultes.

Des observations plus récentes fondées sur l'étude du développement embryonnaire, ont apporté quelques informations nouvelles qui permettent d'argumenter en faveur de certaines théories ou hypothèses.

La torsion, chez les Pulmonés, est un processus morphogénétique lent, progressif, faisant intervenir des phénomènes de croissance différentielle. Chez quelques espèces appartenant aux *Chilinidae*, la longue commissure viscérale subit, au cours du développement embryonnaire, un croisement qui persiste en partie chez l'adulte. (La réalité de cette torsion, mise en doute par FRANC (1968) chez *Chilina dombeiana* n'est pas contestable chez *Chilina fluctuosa*). Mais, chez les autres Pulmonés, après une période assez brève durant laquelle les influences morphogénétiques de la torsion se font sentir sur la commissure viscérale embryonnaire, cette dernière se trouve ensuite, par croissance allométrique, entièrement localisée dans la région antérieure du céphalopédium. Elle présente alors une disposition euthyneure résultant ainsi d'un raccourcissement relatif, qui soustrait, assez tôt, cette partie du système nerveux du champ soumis à la torsion.

Les vestiges de cette action torsionnelle subsistent cependant et sont concrétisés par la disposition asymétrique des muscles rétracteurs du bulbe buccal et par le croisement de certains nerfs de la commissure viscérale. Les observations que nous venons de décrire nous paraissent donc venir à l'appui de la théorie de NAEF et MERKER.

En ce qui concerne l'évolution des centres ganglionnaires de la commissure viscérale, partant du type primitif à cinq ganglions individualisés (deux pariétaux, un infra et un supra-intestinal, un abdominal) on peut suivre les modalités des diverses concentrations systématisées par BARGMANN. On peut en conclure que, le type à trois ganglions que l'on rencontre chez de nombreux Basommatophores peut être interprété, pour une forme dextre, comme suit :

- un pariétal gauche,

- un "abdominal" (fusion de l'infra-intestinal et de l'abdominal),

- un "pariétal" droit plus volumineux que le gauche (fusion du supra-intestinal et du pariétal droit).

Ainsi, les processus de raccourcissement de la commissure viscérale et de fusions ganglionnaires s'inscrivent dans une tendance générale à la "céphalisation" et à la "cérébralisation" des centres nerveux, telle que l'a montré WIRZ (1952) chez les Opisthobranches.

Laboratoire de Zoologie - Malacologie
40, avenue du Recteur Pineau
86022 - POITIERS

## BIBLIOGRAPHIE

Les références bibliographiques des auteurs cités dans cette étude, se trouvent dans les publications suivantes de BRISSON P. et REGONDAUD J. :

BRISSON P., 1962. - Dissymétrie des muscles rétracteurs du bulbe buccal chez les Pulmonés Basommatophores (Mollusques, Gastéropodes). - C. R. Acad. Sci., **255**, p. 1141-1143.

BRISSON P., 1963. - Asymétrie des muscles rétracteurs du bulbe buccal et des centres nerveux chez les Gastéropodes Pulmonés. - Bull. Soc. Zool. Fr., 88, 4, p. 432-448.

BRISSON P., 1964. - Considérations sur la morphogénèse de la commissure viscérale chez deux espèces d'Ancyles (Mollusques Gastéropodes). - Bull. Soc. Zool. Fr., **89**, p. 166-173.

BRISSON P., 1968. - Développement de l'embryon et de ses annexes et études en culture *in vitro* chez les Achatines (Gastéropodes Pulmonés). - Arch. Anat. Microsc. **57**, 4, p. 345-368.

REGONDAUD J., 1961. - Formation du système nerveux et torsion chez *Lymnaea stagnalis* (L.) Mollusque Gastéropode. - C. R. Acad. Sc. **252**, p. 1203-1205.

REGONDAUD J., 1964. - Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de **Lymnaea stagnalis** (L.). Considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale. - Bull. Biol. Fr. Belg. **98**, 2, p. 433-471.

Cette bibliographie peut être complétée par les références suivantes :

BOUTAN L., 1902. - La détorsion chez les Gastéropodes. - Arch. Zool. Exp. Gén. sér. 3, **10**, p. 241-268.

BULLOCK T.H. et HORRIDGE G.A., 1965. - Structure and Function in the nervous systems of Invertebrates. - Freeman. London. **2**, p. 1283-1386.

CROFTS D.R., 1937. - The development of **Haliotis tuberculata** with special reference to the organogenesis during torsion. - Phil. trans. B. **228**, p. 219-268.

CROFTS D.R., 1955. - Muscle morphogenesis in primitive gastropods and its relation to torsion. - Proc. Zool. Soc. London. **125**, p. 711-750.

FRANC A., 1968. - Classe des Gastéropodes. - In Traité Zoologie, Masson Paris, **5**, p. 1-607.

GUBICZA A., 1970. - Cyto-topographical studies on the central nervous system of **Lymnaea stagnalis** (L.). - Ann. biol. Tihany **37**, p. 3-15.

HENCHMAN A., 1890. - The origin and development of the central nervous system in **Limax maximus**. - Bull. Mus comp. Zool. **20**, 7, p. 169-207.

PELSENEER P., 1893. - Recherches sur divers Opisthobranches. - Mem. Ac Sci. Belg. Bruxelles, **53**, 1, p. 1-157.

WIRZ K., 1952. - Remarques sur l'évolution du système nerveux des Opisthobranches. - Arch. Zool. Exp. Gen. **88**, p. 161-177.

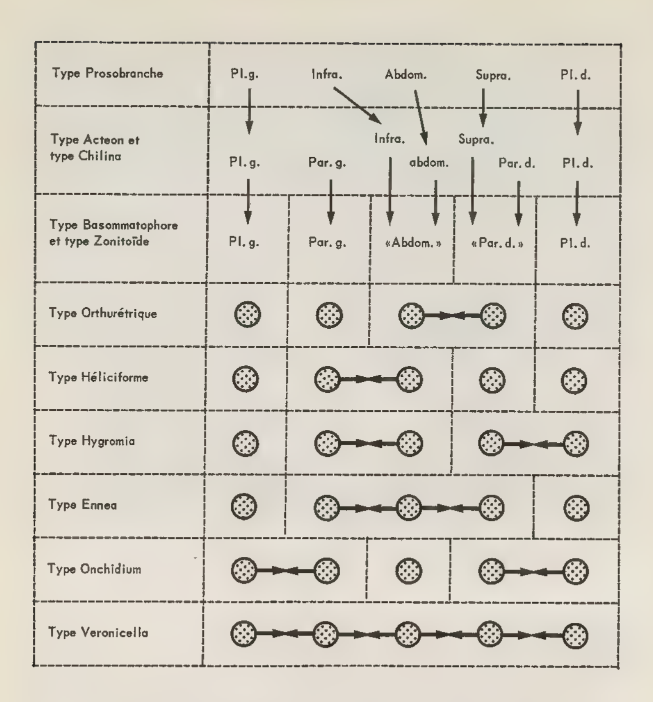



Tableau A : Types de fusions des ganglions de la commissure viscérale chez les Gastéropodes Pulmonés (d'après les données de BARGMANN, complétées). Les types Prosobranche et Actéon (Opisthobranche) complètent le tableau des homologies des ganglions. (Schémas relatifs aux formes dextres).

Abréviations désignant les différents ganglions : Abdom. : abdominal ; Infra. : infra-intestinal ; Par.d. : pariétal droit ; Par.g. : pariétal gauche ; Pl.d. : pleural droit ; Pl.g. : pleural gauche ; Supra. : supra-intestinal.

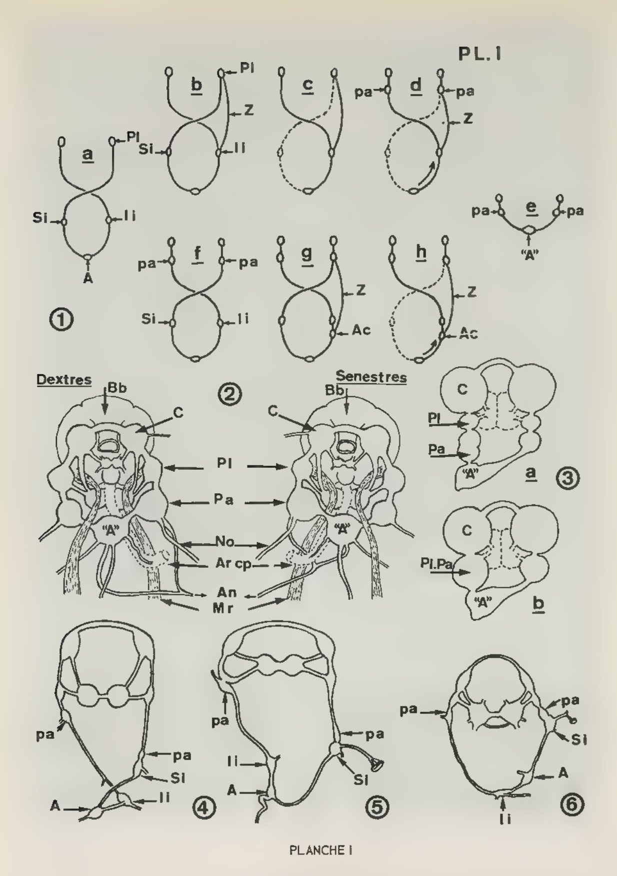



PLANCHE I

Fig. 1 - Théorie de la zygose d'après KRULL (a, b, c, d, e) et d'après HUBENDICK (f, g, h, e). a : Prosobranche primitif ; b : Prosobranche avec zygose droite ; c : Prosobranche **Helicinidae** ; d : Pulmoné type I ; e : Pulmoné type II ; f : Prosobranche ; g : forme intermédiaire hypothétique ; h : **Chilina tehuelcha**.

Fig. 2 - Rapports entre les centres nerveux et les muscles rétracteurs du bulbe buccal chez les Basommatophores dextres (**Lymnaea stagnalis**) et senestres (**Planorbarius corneus**).

Fig. 3 - Schémas des formations ganglionnaires chez l'embryon (a) et chez l'adulte (b) d'**Ancylastrum fluviatile** (espèce senestre). (Les ganglions buccaux ne sont pas figurés).

Fig. 4, 5 et 6 - Schémas du système nerveux de **Chilina fluctuosa** (4) ; **Chilina mulleri** (5) ; **Latia néritoïdes** (6) (5 et 6 d'après les dessins de PELSENEER). (Les ganglions buccaux ne sont pas figurés).

PL. II



PLANCHES II ET III

Coupes passant à différents niveaux de la commissure viscérale chez des embryons de diverses espèces. (Echelle : 50 µ).

**Planche II :**

**Lymnaea stagnalis :** Fig. 1 et 3 - Coupes longitudinales (côté droit) ; Fig. 2 - Coupe transversale.

**Chilina fluctuosa :** Fig. 4, 5 - Coupes longitudinales (côté droit) ; Fig. 6 - Coupe longitudinale parasagittale.

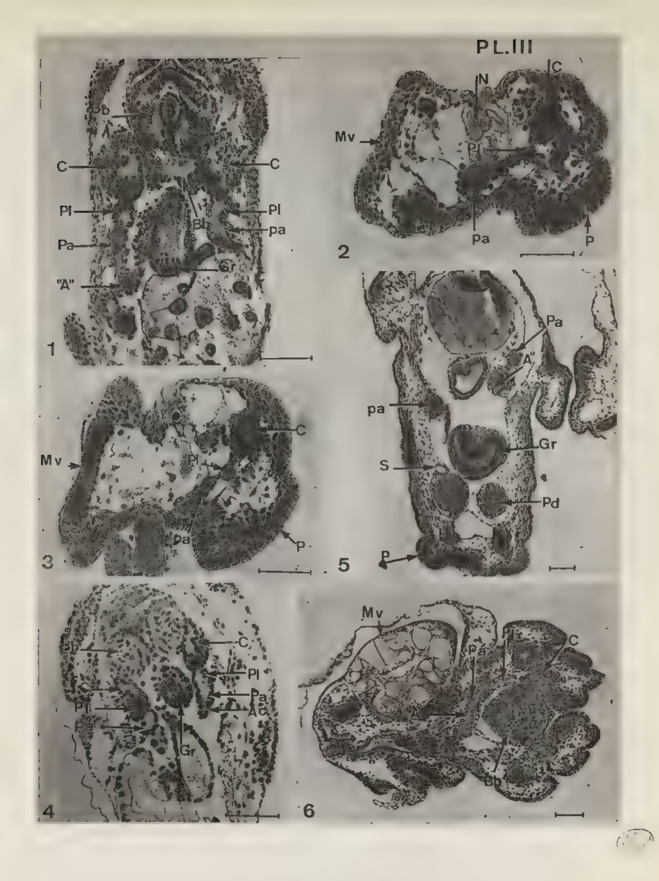



Planche III :

**Ancylastrum fluviatile** (espèce senestre) : Fig. 1 - Coupe frontale ; Fig. 2 - Coupe longitudinale (côté droit) ; Fig. 3 - Coupe longitudinale (côté gauche).

**Acroloxus lacustris** : Fig. 4 - Coupe frontale.

**Archachatina marginata** : Fig. 5 - Coupe transversale.

**Helix aspersa** : Fig. 6 - Coupe frontale.

ABREVIATIONS

A : ganglion abdominal , «A» : ganglion abdominal complexe ; Ac : ganglion accessoire : An : vers la région anale; Arcp: artère céphalique; B. ganglion buccal; Bb: bulbe buccal; C : ganglion cérébroïde ; Cn: cellules nucales ; Cv : commissure viscérale ; Gr : gaine radulaire ; Ii : ganglion infra-intestinal ; M : manteau ; Mr : muscle rétracteur ; Mv : masse viscérale ; N : néphridie ; No : nerf osphradial ; P : pied ; pa : ganglion pariétal ; Pa : ganglion pariétal complexe; Pd : ganglion pédieux; Pl : ganglion pleural ; Pl-Pa : ganglion pleuro-pariétal ; Rd : rein définitif ; S : statocyste ; Si : ganglion supra-intestinal ; Z : zygose.

# MORPHOGENESE DU SYSTEME NERVEUX CHEZ LES MOLLUSQUES NUDIBRANCHES

par Jean TARDY (1)

## RESUME

La morphogénèse comparée du système nerveux des Mollusques Nudibranches montre une grande homogénéité des mécanismes formateurs. Les faits marquants de cette organisation sont les suivants :

- il existe chez la véligère un système nerveux assez céphalisé, avec une commissure viscérale bien développée portant les principaux ganglions que l'on retrouve chez les autres Gastéropodes euthyneures ;

- cette commissure viscérale est à peine affectée par la torsion du fait de sa localisation très antérieure ;

- ces ganglions vont se fusionner avec les cérébro-pleuraux pour réaliser la cérébralisation ;

- il se produit un phénomène de télencéphalisation très net dont une partie tout au moins présente une homologie remarquable avec la formation du procérébrum des Pulmonés, renforçant la valeur systématique attribuée aux Euthyneures.

## SUMMARY

The comparative morphogenesis of the nervous system in Nudibranch Molluscs shows homogeneous mechanisms of formation. The outstanding facts of this organization are the following :

- in the veliger, there is a rather cephalised nervous system with a well developed visceral commissure carrying the main ganglia that can be found in other euthyneuran Gastropods ;

- this visceral commissure is hardly affected by the torsion because of its very prior localization ;

- these ganglia combine with cerebro-pleural to achieve cerebralization.

- then appears a very distinct telencephalisation, a part of which shows a striking homology with the formation of the procerebrum of Pulmonata, which stresses the systematic value of Euthyneurans.

* * * *

---

(1) Université de Poitiers, U.E R. Sciences Fondamentales et appliquées - Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines, Institut Universitaire de Technologie, rue de Roux - 17026 LA ROCHELLE CEDEX.

Le développement et l'importance du système nerveux constituent au travers du Règne Animal un des caractères prépondérants de son évolution.

A l'intérieur de l'Embranchement des Mollusques, et plus précisément dans la Classe des Gastéropodes, ces processus sont particulièrement remarquables.

Du point de vue de l'anatomie comparée, l'étude du système nerveux a conduit BOETTGER (1952, 1955) à subdiviser les Gastéropodes en Streptoneures, à commissure viscérale longue et tordue en "8" sous l'effet de la torsion, et en Euthyneures chez lesquels la commissure viscérale n'est plus affectée par la torsion à l'état adulte. Les Streptoneures sont représentés par les Prosobranches ; les Euthyneures, plus évolués, comprennent les Opisthobranches et les Pulmonés.

Cette subdivision est acceptée par bon nombre de spécialistes actuels.

Il semblerait que ce soit la seule conformation de la commissure viscérale et non l'importance du système nerveux "central" qui ait permis cette distinction. En réalité, deux phénomènes bien distincts peuvent amener à l'euthyneurie : d'une part, la détorsion ou "rotation d'équilibre" que l'on observe chez les Opisthobranches peu évolués, où la commissure viscérale reste longue, d'autre part le raccourcissement de la commissure viscérale avec migration de ses masses ganglionnaires dans la région céphalique. Cette commissure se trouve ainsi soustraite à la torsion. Ce procédé se rencontre chez la grande majorité des Pulmonés et les Opisthobranches les plus évolués. Chez ces derniers, WIRZ (1952) a remarquablement distingué deux phénomènes : la céphalisation ou migration des ganglions dans la région céphalique et la télencéphalisation, qui consiste en la fusion totale de la plupart des masses ganglionnaires (cérébroïdes, pleurales et viscérales) avec de surcroît, adjonction - ainsi que nous le verrons - d'autres massifs cellulaires lors de l'organogenèse.

Ces processus amènent à la formation d'un véritable "cerveau", complexe, où il est impossible de déterminer précisément les limites des diverses masses formatrices, mais où vont se différencier divers types cellulaires, - neurosécréteurs en particulier - groupés selon une localisation bien définie.

Les problèmes, actuellement à l'étude, de la neurophysiologie des Mollusques, ont amené à se préoccuper plus précisément du rôle de tel ou tel type cellulaire, de l'origine et de la localisation de chacun d'eux. L'étude organogénétique précise du système nerveux pourrait donc non seulement apporter des renseignements en ce qui concerne la phylogénie du groupe, mais également contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes biologiques à l'étude. Malheureusement, les données que nous possédons sont encore bien trop fragmentaires et isolées, c'est pourquoi nous rapporterons ici l'étude détaillée faite chez un Aeolidiacea (1) *Aeolidiella alderi*, (COCKS) pour la comparer aux autres déjà décrites en y adjoignant des observations inédites.

## I - ORGANOGENESE DU SYSTEME NERVEUX CHEZ *AEOLIDIELLA ALDERI* (Cocks)

### 1) EVOLUTION JUSQU'A LA MISE EN PLACE DES EBAUCHES OCULAIRES :

Les premiers indices de la formation du système nerveux n'apparaissent sur le vivant et sur coupes histologiques que vers le 6-7ème jour.

a) Ganglions cérébro-pleuraux : dans l'aire intravélaire se dessinent deux zones de prolifération épithéliale symétriques par rapport au plan sagittal. La multiplication cellulaire y est intense et conduit à la formation de deux épaississements qui s'invaginent rapidement vers les côtés et l'arrière de la véligère. Ces invaginations s'approfondissent et se bilobent progressivement. Chacun des lobes

(1) c'est-à-dire dont les véligères possèdent une protoconque du type I défini par THOMPSON (1961).

s'enfonce, l'un vers le bas, l'autre vers le haut dans le même plan (fig. 1). Le premier est à l'origine de la partie cérébroïde, le second de la partie pleurale du ganglion cérébropleural de chaque côté : des cellules se détachent en effet de l'assise ectodermique plus épaisse et pluri-statifiée du fond des lobes invaginés et migrent sous l'épithélium ; elles fusionnent en un amas aux contours primitivement très mal définis, ébauche du ganglion cérébropleural de chaque côté.

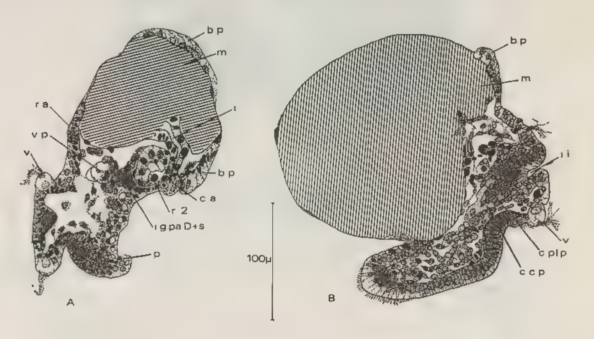



Fig. 1 - **Aeolidiella alderi** (Cocks)

A : Coupe parasagittale du côté droit d'un embryon de 8 jours, montrant l'ébauche des ganglions pariétal droit et supra-intestinal.

B : Coupe parasagittale du côté gauche d'un embryon de 10 jours montrant le triangle de Lacaze-Duthiers alors que le ganglion cérébro-pleural n'est pas encore individualisé.

b.p. : bourrelet palléal ; c.a : cellules anales ; c.c.p : commissure cérébro-pédieuse ; c.pl.p: commissure pleuro-pédieuse ; i : intestin ; i.i : invagination intravélaire ; i.g.pa D + s : initiales des ganglions pariétal droit et supra-intestinal ; m : mésentéron ; p : pied ; r 2 : rein secondaire ; r.a : rein d'accumulation ; v : vélum ; v.p : vésicule pulsatile.

b) Ganglions buccaux : ils naissent à peu près simultanément aux ganglions cérébro-pleuraux, à partir de deux profondes invaginations situées de chaque côté du stomodeum (fig. 2 A et B). L'épithélium du fond de chacune de ces invaginations prolifère. Des cellules et amas de cellules s'en détachent, migrent et flanquent le stomodeum en arrière de la zone où se forme le bulbe radulaire.

c) Ganglions pédieux (fig. 2 A et B) : ils se dessinent eux aussi à peu près en même temps que les précédents ; ils procèdent de la prolifération des cellules ectodermiques des flancs et de la sole de l'ébauche pédieuse, par migration et délamination.

Les statocystes apparus par invagination le 6e jour avant tout ganglion nerveux organisé, s'appuient maintenant en avant et vers l'extérieur sur les pleuraux, vers l'intérieur et en arrière sur les pédieux. Vers le 8e jour, on ne distingue pas de différenciation en cortex et médulla dans aucun des ganglions nerveux ; d'autre part, leurs contours sont indistincts.

d) Commissures, connectifs et plaque syncypitale : dès le 7ème jour, on peut discerner des liaisons qui s'établissent entre ces ébauches, esquissant les futurs commissures et connectifs. Entre les deux invaginations intravélaires, se forme peu à peu la commissure cérébroïde, mais dans le plan sagittal elle ne se séparera pas complètement de l'ectoderme où quelques grandes cellules à

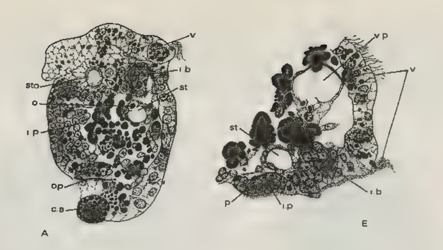



Fig. 2 - Ae. alderi :

A : Coupe parallèle au pied d'un embryon de 7 jours (la droite et la gauche sont inversées).

B : Coupe parasagittale d'un embryon de 7 jours. Les coupes A et B montrent l'invagination responsable de la formation des ganglions bucaux (i.b).

c.a : cellules anales ; i.b : initiales des ganglions buccaux ; i.p : initiales des ganglions pédieux ; o : otolithe ; o.p : opercule ; p : pied ; st : statocyste ; sto : stomodeum ; v : vélum ; v.p : vésicule pulsatile.

faible N/P forment un organe larvaire, sensoriel et impair, le ganglion apical. Les terminaisons nerveuses de ces cellules aboutissent à la surface de l'ectoderme, formant la plaque syncypitale (fig. 4, B). Celle-ci persistera, avec le ganglion apical, jusqu'à la métamorphose.

e) Ebauches oculaires : l'invagination intravélaire qui se développe vers le haut provoque au-dessus du cérébro-pleural et sur son flanc, par mouvement différentiel et délamination, l'ébauche de l'œil. Au début, c'est un massif dans lequel apparaît une masse globuleuse et réfringente, l'ébauche du cristallin. Aucune des cellules qui l'entourent ne présente encore de pigmentation.

2) EVOLUTION JUSQU'A L'EVERSION COMPLETE DU BOURRELET PALLEAL :

a) Ganglions céphalo-pédieux : vers le 10-11e jour, on distingue, dans les ganglions cérébro-pleuraux et dans les pédieux, cortex et neuropilème, mais le contour de ces divers centres nerveux est encore mal délimité.

Sur les coupes parasagittales on peut voir le triangle de LACAZE-DUTHIERS très réduit (fig. 1, B ; 5, A). En effet, bien qu'il n'y ait pas à proprement parler de connectif cérébro-pleural par suite de la fusion de ces ganglions dès leur formation, il existe une petite lumière triangulaire entre les connectifs pleuro-pédieux et cérébro-pédieux. Le premier passe juste en avant du statocyste.

En même temps, les invaginations intravélaires subissent une constriction tout en s'approfondissant. La lumière devient peu à peu inexistante. Les parois de l'invagination contiennent des cellules de fort N/P, à noyau de grande taille, clair et nucléole bien apparent.

Les ganglions buccaux, eux, ont d'emblée leur position définitive. Ils ne sont pas encore bien différenciés et, par conséquent, difficiles à localiser car ils sont intimement accolés aux éléments qui prolifèrent pour donner le bulbe buccal.

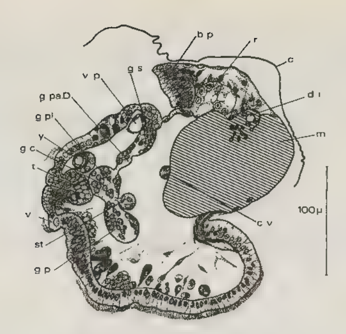



Fig. 3 - **A. alderi** : Coupe parasagittale passant par la droite d'une véligère de 14 - 15 jours, montrant la structure du système nerveux.

b.p : bourrelet palléal ; c : protoconque ; c.v : commissure viscérale ; d.i : débouché de l'intestin dans le mésentéron ; g.c : ganglion cérébroïde ; g.p : ganglion pédieux ; g.pa.d : ganglion pariétal droit ; g.pl : ganglion pleural ; g.s : ganglion supra-intestinal ; m. : mésentéron ; r : rein définitif ; st : statocyste ; t : massif de télencéphalisation ; v : vélum ; v.p : vésicule pulsatile ; y : œil.

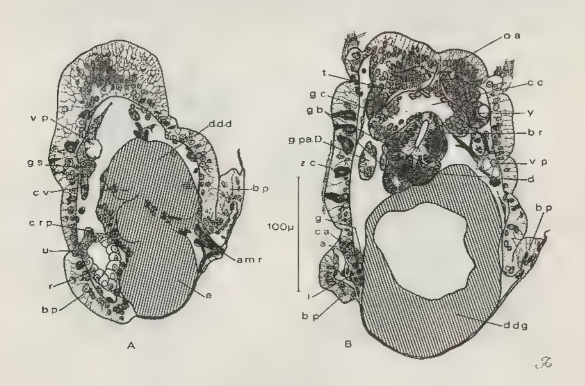



Fig. 4 - **Ae. alderi** : A et B : Coupes frontales d'une même véligère à l'éclosion (16-17 jours), montrant la structure et la formation du système nerveux. (La droite et la gauche sont inversées sur les deux dessins).

a : anus ; a.m.r : attache des muscles rétracteurs ; b.p : bourrelet palléal ; b.r : bulbe radulaire ; c.a : cellules anales ; c.c : commissure cérébroïde ; c.r.p : canal réno-péricardique ; c.v : commissure viscérale ; d : dent radulaire ; d.d.d : diverticule digestif droit ; d.d.g : diverticule digestif gauche ; e : estomac ; g : ébauche gonadique ; g.b : ganglions buccaux ; g.c : ganglion cérébro-pleural ; g.pa.D : ganglion pariétal droit ; g.s : ganglion supra-intestinal ; i : intestin ; o.a : organe apical ; r : rein définitif ; t : télencéphalisation ; u : pore urinaire ; v.p : vésicule pulsatile ; y : œil ; z.c : zone ciliée ; en hachuré : les réserves vitellines.

Les yeux ont maintenant un cristallin et se pigmentent. Le ganglion optique n'est pas encore discernable avec certitude, il ne le sera que vers le 14e jour, juste en arrière de l'œil, comme un petit massif nettement plus réduit que ce dernier. Il est produit par la migration de quelques cellules de l'invagination intravélaire.

Du 12e au 15e jour, les contours de divers ganglions s'affirment, car des éléments conjonctifs les enveloppent peu à peu, formant une véritable capsule autour du chacun d'eux et une gaine autour de chaque nerf.

De toute part, à partir de l'épithélium du pied, de très nombreux néoneuroblastes migrent vers les pédieux, tandis que de chaque côté de l'orifice buccal, un peu au-dessous, une intense prolifération cellulaire à l'intérieur du tégument dessine un massif saillant dans la cavité pédieuse (15e-16e jour) : ce sont les prémices à la formation des palpes et à leur innervation. Les éléments les plus internes de ce massif tendent à se rapprocher des ganglions cérébro-pleuraux.

b) Commissure viscérale (fig. 3, 4, 5, 6 et 7) : contrairement à ce que l'on constate chez l'adulte, il existe chez la véligère une commissure viscérale bien distincte avec des renflements ganglionnaires. Les premiers indices de sa formation sont discernables dès le 8e jour, sous forme de proliférations ectodermiques qui apparaissent en plusieurs points : c'est l'ébauche des divers ganglions qui y sont répartis. Leur formation résulte de processus identiques : prolifération, migration, délamination. A droite, sur le flanc, un peu au-dessus du ganglion buccal, une masse donnera un ganglion assimilable au pariétal et, au-dessus de lui, un autre ganglion qui reste lié à l'ectoderme juste en arrière de la tache violette et de la vésicule pulsatile de droite ; il représente le ganglion supra-intestinal. Le ganglion abdominal naît légèrement à gauche de l'anus et du rein secondaire, au niveau de la jonction postérieure de la masse viscérale et du pied ; il en est de même pour l'infra-intestinal dont l'ébauche n'est pas nettement distincte de celle de l'abdominal bien qu'elle s'étende un peu vers le flanc gauche.

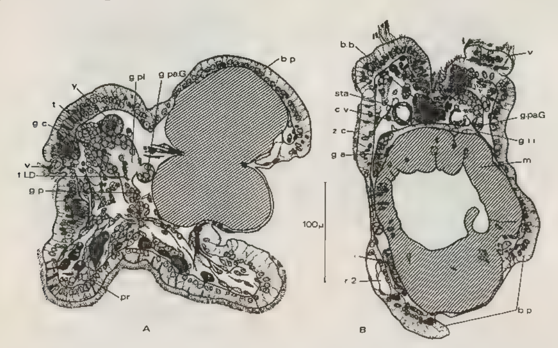



Fig. 5 - Ae. alderi : Coupes de véligères fixées quelques heures après celle représentée fig. 4. La coupe A, parasagittale du côté gauche de la véligère, montre la réalisation de la télencéphalisation ; la coupe B, frontale, montre la commissure viscérale. (La droite et la gauche sont inversées sur le dessin B).

b.b : bulbe buccal ; b.p : bourrelet palléal ; c.v. commissure viscérale ; g.a : ganglion abdominal ; g.c : ganglion cérébroïde ; g.i.i : ganglion infra-intestinal ; g.p : ganglion pédieux ; g.pa.G : ganglion pariétal gauche ; g.pl : ganglion pleural ; i : intestin ; m : mésentéron ; pr : propodium ; r 2 : rein secondaire ; sta : statocyste ; t : télencéphalisation ; t.LD : triangle de Lacaze-Duthiers ; v : vélum ; y : œil ; z.c : zone ciliée.

Le pariétal gauche apparaît presque symétriquement au pariétal droit, mais un peu plus bas.

La torsion amène peu de changement dans la position de ces divers éléments. Le pariétal gauche migre légèrement vers le bas, le pariétal droit, le ganglion supra-intestinal migrent vers le haut, l'abdominal aussi, mais plus nettement, en même temps que l'anus et le pore excréteur.

Primitivement, la commissure viscérale apparaît vite comme un cordon de neuroblastes agglomérés avec des zones plus renflées. Ce cordon relie les deux cérébro-pleuraux. Le contour en est d'abord flou puis s'affirme, tandis que les neuroblastes se rassemblent en ganglions où ils se répartissent à la périphérie, délimitant cortex, neuropilème et nerfs.

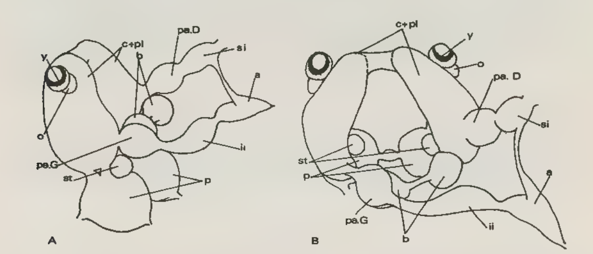



Fig. 6 - Reconstitution diagrammatique du système nerveux de la véligère d'*Ae. alderi*. A : vue de profil ; B : vue de l'arrière trois quarts gauche.

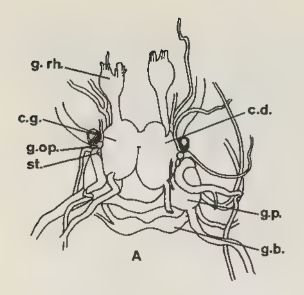
a : ganglion abdominal ; b : ganglions buccaux ; C + pl : ganglions cérébro-pleuraux ; i.i : ganglion infra-intestinal ; o : ganglion optique ; p : ganglion pédieux ; pa.D : ganglion pariétal droit ; pa.G : ganglion pariétal gauche ; s.i : ganglion supra-intestinal ; st : statocyste ; y : œil.

En définitive, la commissure viscérale, chez la véligère prête à éclore, est constituée ainsi : au cérébro-pleural droit est relié par un connectif très court, le pariétal droit uni au-dessus de lui au ganglion supra-intestinal resté du côté droit. Du supra-intestinal, la commissure plonge vers la sole pédieuse puis se dirige brusquement à l'horizontale vers la gauche. Au point de changement de direction, elle traverse une masse ganglionnaire, le ganglion abdominal, dont la masse s'allonge postérieurement jusqu'en avant de l'anus où elle reste jusque vers le 15e jour accolée à l'ectoderme. L'autre portion, homologable à l'infra-intestinal, s'étend transversalement, (presque à la hauteur des pédieux) sous la commissure buccale et légèrement en arrière d'elle. Puis la commissure viscérale rejoint le pariétal gauche qui est très tôt accolé au cérébro-pleural gauche, postérieurement, au niveau du statocyste. Cette disposition est illustrée par la figure 6.

On peut donc affirmer qu'il existe une commissure viscérale typique chez la véligère ; mais en ce qui la concerne, la torsion est peu importante, se traduisant par une simple différence de niveau des ganglions infra et supra-intestinal, les ganglions de droite restant à droite, ceux de gauche à gauche, seul l'infra-intestinal s'étend transversalement.

3) EVOLUTION ULTERIEURE : à l'éclosion (17e jour), deux mouvements principaux et simultanés s'amorcent.

D'une part, les éléments de la commissure viscérale vont venir s'intégrer aux ganglions cérébro-pleuraux : c'est l'achèvement de la cérébralisation au sens de WIRZ (1951), amorcée très précocement par la fusion des ganglions cérébroïdes avec les pleuraux.



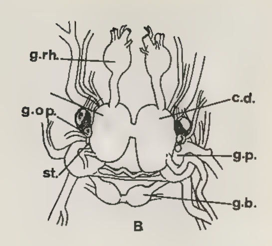



Fig. 7 - Système nerveux d'Ae. alderi (A), Ae. glauca (B) montrant la plus grande importance de la partie droite du «cerveau».

c.d : partie droite du cerveau ; c.g : partie gauche du cerveau ; g.b : ganglion buccal ; g.op : ganglion optique ; g.p : ganglion pédieux ; g.rh : ganglion rhinophorien ; st : statocyste ; y : oeil.

D'autre part, les masses cellulaires issues des invaginations intra-vélaires vont migrer dans les ganglions cérébro-pleuraux : ceci correspondrait, à mon sens, à la partie principale et initiale de la télencéphalisation telle qu'elle a été définie par ce même auteur.

a) Cérébralisation : sur coupe, il est très net que le ganglion pariétal gauche et l'infra-intestinal viennent se fusionner avec le cérébro-pleural gauche, que le pariétal droit, le supra-intestinal et l'abdominal vont se fusionner avec le cérébro-pleural droit (fig. 5 B). On peut encore d'ailleurs retrouver, quelque temps après, les différentes zones du cerveau correspondant aux ganglions fusionnés (1). Ces déplacements s'accompagnent du raccourcissement de la commissure viscérale. Elle double finalement la commissure buccale et reste très grêle.

En même temps, se développe un important nerf abdominal corrélativement à la migration du ganglion viscéro-abdominal. Il semble que quelques neuroblastes de ce dernier se répartissent le long du nerf abdominal et peut-être même vers l'arrière au fur et à mesure de l'allongement de l'animal. Ceci peut expliquer les phénomènes rapportés par K. WIRZ (1951) qui écrit (p. 174) : "la taille des ganglions qui avancent ou reculent pour s'accoler ou se réunir avec un autre ganglion diminue". Il s'établit vraisemblablement un système de "relais" entre centre nerveux et territoire innervé, à partir de neuroblastes issus des ganglions qui se déplacent.

Il n'a pas été facile d'observer les phases intermédiaires de la migration des ganglions, car la cérébralisation apparaît comme un phénomène rapide. D'autre part, il survient à des stades assez variables ; ces processus sont parfois terminés au stade "pseudovermis" alors qu'à un stade de 16 papilles ils peuvent être encore à peine amorcés. Enfin, il peut arriver que le ganglion abdominal (ou une partie de ce dernier) reste à proximité de l'anse intestinale. Cette observation a été faite, il est vrai, sur des animaux de nos élevages : l'on ne peut pas dire s'il s'agit là de phénomène exceptionnel mais naturel, ou de processus dont le cours peut avoir été légèrement modifié par les conditions d'élevage.

---

(1) Ceci se traduit d'ailleurs, chez l'adulte, par un volume légèrement plus important de la partie droite du cerveau. Ce caractère se retrouve chez les espèces voisines Ae sanguinea et Ae. glauca (fig. 7).

b) Télencéphalisation (fig. 3, 4, 5 A) : les massifs cellulaires issus des invaginations intravélaires vont pénétrer dans les cérébro-pleuraux : une brèche s'ouvre dans la capsule conjonctive en avant de chaque cérébroïde, au contact des massifs, et les éléments de ces derniers pénètrent de chaque côté dans le "cerveau" où ils se localisent dans la partie antérieure. Leurs cellules ont un gros noyau clair et un fort nucléole, ce qui les différencie des neuroblastes des ganglions primordiaux dont le noyau est plus petit, très chromophile et sans nucléole bien apparent.

Cette fusion peut être interprétée comme représentant la partie la plus importante de la télencéphalisation, mais elle n'est pas seule : une petite fraction des neuroblastes qui naissent des bourgeons d'innervation des palpes migre aussi dans le cerveau en avant et par le bas. L'aspect caryologique de tous les éléments entrant dans les processus de télencéphalisation est semblable, de type S. Leur taille ne peut faire obstacle à cette interprétation, puisqu'il s'agit de cellules non encore différenciées définitivement (1). D'ailleurs, par la suite, les noyaux des neuroblastes évoluent et il devient impossible de reconnaître les deux types primitivement distingués. Ainsi donc, il apparaît nettement que la formation du "cerveau" d'*Ae. alderi* est un phénomène complexe où des masses de neuroblastes d'origines diverses viennent peu à peu s'intégrer aux cérébroïdes sous l'effet d'une attraction centripète.

c) Formation des ganglions rhinophoriens : la partie supérieure du pédicule de l'invagination intravélaire s'épaissit par active multiplication cellulaire ; elle donne un massif qui se délimite partiellement pour donner le ganglion rhinophorien, tandis que dans l'ectoderme sus-jacent la prolifération s'instaure et donnera les rhinophores. Le ganglion rhinophorien reste en relation continue avec le cerveau, mais on n'assiste pas à une migration centripète manifeste de neuroblastes comme dans le cas des palpes : la télencéphalisation de l'invagination intravélaire peut être vraisemblablement l'homologue de celle des neuroblastes provenant de la région où apparaîtront les palpes.

d) Innervation des palpes : au stade "limapontioïde", il existe maintenant un gros nerf reliant le cerveau au massif de neuroblastes qui est à l'origine de l'innervation des palpes. Ce massif forme un ganglion séparé de l'ectoderme formatif où, d'ailleurs, une nouvelle poussée de multiplication cellulaire se manifeste : elle est responsable de l'apparition des palpes. Ultérieurement, chaque ganglion fusionnera lui aussi avec le cerveau.

e) Ganglions pédieux : de l'ectoderme du pied, des neuroblastes de type S continuent de migrer en grand nombre vers les ganglions pédieux ; ils forment, en particulier sur le nerf antérieur principal, un ganglion temporaire mais qui apparaît régulièrement au stade limapontioïde. Il va ensuite se fusionner avec les pédieux.

Les cellules de type S sont dispersées un peu partout dans l'animal, mais en certains points elles sont particulièrement nombreuses : au point de contact du ganglion supra-intestinal d'une part, et, d'autre part, à celui du ganglion abdominal avec le tégument, dans l'épithélium où naîtront rhinophores et palpes, autour de l'orifice buccal.

Ces observations m'ont amené à considérer les cellules S comme les initiales des éléments sensitifs et plus particulièrement sensoriels lorsqu'elles restent à la périphérie. Peut-être sont-elles capables de donner naissance (pour certaines d'entre elles) aux petites cellules neurosécrétrices. C'est très possible étant donné leur localisation. Enfin, au stade limapontioïde le collier périœsophagien qui était en avant du bulbe émigre en arrière de lui, tandis que l'aire syncypitale devient dorsale.

---

(1) Les éléments responsables de la télencéphalisation sont en effet, d'après WIRZ, de plus petite taille que les autres, ce qui est l'inverse de ce que l'on observe ici.

## II - ORGANOGENESE DU SYSTEME NERVEUX DES **Aeolidiacea** EN GENERAL

### 1) CAS D'**Aeolidiella glauca** (A. et H.) :

Chez cette espèce, la véligère, de type 1, mène une existence planctotrophique. A l'éclosion, la larve diffère considérablement de celle d'**Ae. alderi** ; cependant on peut constater que la mise en place des ganglions cérébro-pleuraux, des yeux, procède de phénomènes très semblables à ceux décrits précédemment. On observe en particulier la formation par invagination (1) d'un important massif à partir de chaque placode intravélaire ; il se fusionnera très certainement au cérébro-pleural du même côté. - De même, en arrière de la tête, de chaque côté, une prolifération ectodermique permet de déceler l'ébauche de la formation de la commissure viscérale et de ses principales masses ganglionnaires.

### 2) CAS DE DIVERS **Aeolidiacea 2** (2)

Chez les véligères des diverses espèces étudiées, (**Amphorina doriae** (TRINCHESE), **A. cingulata** (A. et H.), **Tergipes despectus**, (JONHSON), **Tenellia ventilabrum** (DAYELL)). L'observation est souvent rendue difficile par suite de la petitesse et de la concentration extrême des différentes ébauches ; néanmoins nous pouvons dire que les modalités sont très semblables entre elles et avec ce que nous avons pu observer des **Aeolidiacea 1** ainsi que le montrent les photographies de la planche 1.

On note là encore, la formation d'une importance invagination intravélaire de chaque côté droit la fusion avec le cérébro-pleural a pu être observée (**Tenellia ventilabrum**). Enfin, l'ébauche d'une commissure viscérale distincte chez la véligère peut être notée. Elle est très grêle dans sa partie profonde et le ganglion abdominal, est moins important que chez **Aeolidiella alderi**.

## III - ORGANOGENESE DU SYSTEME NERVEUX CHEZ LES AUTRES NUDIBRANCHES

### 1) **Dendronotacea : Tritonia hombergi**, Cuvier et **Doridacea : Adalaria proxima** (A. et H.) :

THOMPSON (1958, 1962) a décrit les métamorphoses de ces espèces. Les figures 8, 9 et 10, reprises de ses travaux permettent d'affirmer qu'il existe bien chez ce Tritonien et ce Doridien des structures larvaires et des processus morphogénétiques strictement homologables à ceux que j'ai observé chez **Aeolidiella alderi** : formation de profondes invaginations intravélaires donnant naissance aux cérébro-pleuraux fusionnés d'emblée, isolement à partir de chaque invagination intravélaire d'un important massif de télencéphalisation qui s'associe intimement par la suite au cérébro-pleural. Les ganglions viscéraux fusionnent avec les cérébro-pleuraux pour donner le "cerveau".

### 2) **Pleurobranchacea : Berthella plumula** (Montagu) :

Des coupes de véligères à l'éclosion montre une homologie remarquable avec les autres Nudibranches ; là encore, comme le montre les photographies 5 et 7 de la planche 1, apparaît un très important massif de télencéphalisation à partir des placodes intravélaires et se constitue une commissure viscérale parfaitement individualisée, presqu'aussi courte que celle D'**Ae. alderi**. Ici, une plage ciliée de l'ectoderme dans la cavité palléale peut être assimilée à l'osphradium droit ; elle est en liaison avec le supra-intestin (pl. 1, photo. 6).

---

(1) Cette invagination ne semble pas atteindre l'importance de celle observée chez **Ae. alderi**, mais l'évolution est loin d'être achevée 5 jours après l'éclosion, lors de nos ultimes observations.

(2) dont la véligère possède une protoconque de type 2 de Thompson.

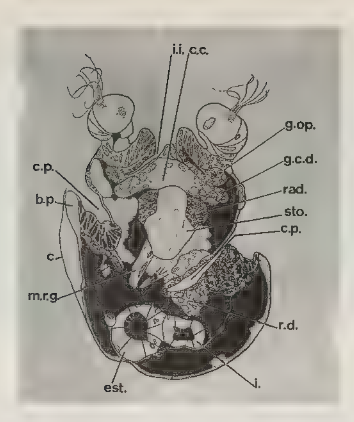



Fig. 8 - Adalaria proxima (A et H) : Coupe frontale d'une véligère de 30 j., montrant l'invagination intravélaire repris de THOMPSON, 1958).

b.p : bourrelet palléal ; c. : protoconque ; c.c. : commissure cérébroïde ; c.p. : cavité palléale ; est. : estomac ; g.c.d. : ganglion cérébroïde droit ; g. op. : ganglion optique ; i : intestin ; i.i. : invagination intravélaire ; m.r.g. : muscle rétracteur gauche ; rad. : radula ; r.d : rein définitif ; sto. : stomodeum .

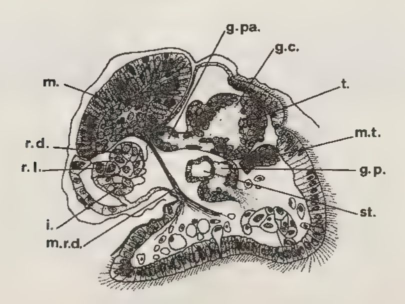



Fig. 9 - Adalaria proxima (A et H) : Coupe parasagittale du côté droit montrant la structure du système nerveux chez une véliconcha près de la métamorphose (repris de THOMPSON, 1958).

g.c. : ganglion cérébro-pleural droit ; g.p. : ganglion pédieux droit ; g. pa. : ganglion pariétal droit ; i. : intestin ; m. : manteau ; m.r.d. : muscle rétracteur droit ; m.t. : massif de télencéphalisation provenant vraisemblablement de la prolifération de l'épithélium au niveau des bourgeons des palpes ; r.d. : rein définitif ; r.l. : rein larvaire ; st. : statocyste ; t : télencéphalisation achevée à partir de l'invagination intravélaire.

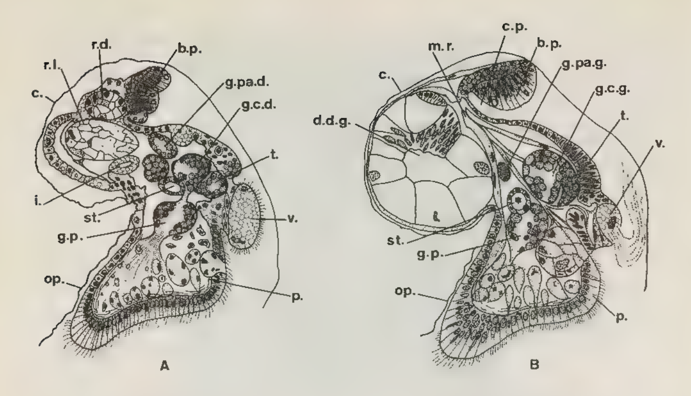



Fig. 10 - Tritonia hombergi Cuvier · Coupes parasagittales du côté droit (A), et du côté gauche (B) montrant la disposition du système nerveux chez une véligère à l'éclosion (repris de THOMPSON, 1962).

b.p. : bourrelet palléal ; c. : protoconque ; c.p. : cavité palléale ; d.d.g. : diverticule digestif gauche ; g.c.d. : ganglion cérébro-pleural droit ; g.c.g. : ganglion cérébro-pleural gauche ; g.p. : ganglion pédieux ; g.pa.d. : ganglion pariétal droit ; g.pa.g. : ganglion pariétal gauche (ou ganglion infra-intestinal) ; i. : intestin ; m.r. : muscle rétracteur gauche ; op. : opercule ; p. : pied ; r.d. : rein définitif ; r.l. : rein larvaire ; st. : statocyste ; t. : massif de télencéphalisation ; v. : vélum.

## IV - CONCLUSIONS GENERALES

La comparaison des diverses espèces de Nudibranches que nous avons pu examiner ainsi que les faits rapportés pour d'autres, nous permettent d'affirmer qu'il existe une remarquable homologie des processus morphogénétiques en ce qui concerne le système nerveux. Les traits marquants de cette évolution sont les suivants :

1 – Le cérébro-pleural naît d'une seule invagination et prolifération intravélaire de chaque côté ; il n'y a jamais d'ébauches séparées pour le cérébroïde et le pleural qui sont fusionnés d'emblée.

2 – Il existe chez la véligère une commissure viscérale bien individualisée comprenant les masses ganglionnaires suivantes : pariétaux droit et gauche, supra et infra-intestinaux, abdominal.

Cette commissure reste très courte et se trouve localisée dans la région céphalique ; de ce fait elle n'est que très peu affectée par la torsion, seule une légère différence de niveau traduit ce phénomène, les ganglions de droite restant à droite, les ganglions de gauche à gauche.

3 – Les ganglions viscéraux vont migrer et fusionner avec les cérébro-pleuraux pour réaliser la cérébralisation.

4 – Enfin une migration centripète d'éléments ectodermiques réalise la télencéphalisation, dont une partie tout au moins présente une homologie remarquable avec la formation du procérébrum des Pulmonés. Ce phénomène, joint à la présence constante de ganglions pariétaux, renforce la valeur systématique attribuée aux Euthyneures.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BABA (K.) et HAMATANI (I.), 1959. - The direct development in **Runcina setoensis** Baba (Opisthobranchia-Cephalaspidæ). - **Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 7,** 281-290.

BOETTGER (C.R.), 1952. - Die Stomme der Teirreichs in ihrer systematischen Gliederung. - **Abhandl. Brausshweig. Wissensch. Ges., 4,** 238-300. - 1955 Die Systematik der Euthyneuren Schnecken. - **Verhandl. Deutsch. Zool. Gesel.,** 253-280.

CASTEEL (D.B.), 1904. - The cell-lineage and early larval development of **Fiona marina,** a Nudibranch Mollusc. **Proc. nat. Acad. Sci. Philad., 56,** 325-405.

FRANC (A.), 1968. - Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes. **In : Traité de Zool.,** P.P. Grassé, **5,** 1-1083

FRETTER (V ) et GRAHAM (A ), 1962 - British Prosobranch Molluscs Their functional anatomy and ecology. **Ray Society,** London, 755 p.

GOHAR (H.A.F ) et ABUL-ELA (I A ), 1957. - The development of **Berthellina citrina** (Mollusca Opisthobranchiata) - **Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa Red Sea, 9,** 69-84.

HOFFMAN (H.), 1939. - Gastropoda Opisthobranchia. - **Bronn's Klassen des Tierreiches, 3,** 1-1247, + 1-90, 1 pl. h. t

MINICHEV (Ju.S ), 1965 - Le système nerveux des Opisthobranches inférieurs (Gastropoda). - **Vest. Lenigrad Univ., 20,** 13-25.

MORTON (J.E.), 1958. - **Molluscs. Hutchinson Univ. Lib,** London, 232 p.

PAVANS DE CECCATTY (M.) et VON PLANTA (O.), 1954. - Note sur le système nerveux central des Eolidiens (Mollusques Nudibranches). - **Bull. Soc. Zool. Fr., 79,** 152-158.

PELSENEER (P.), 1894. - Recherches sur divers Opisthobranches. - **Mém. Acad. Belg., 53,** 1-157, 25 pl. - 1911. Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. - **Mém. Acad. Belg., 3,** 1-167, 22 pl.

REGONDAUD (J.), 1961. - Formation du système nerveux et torsion chez **Lymnaea stagnalis.** (Mollusque Gastéropode). - **C. R. Acad. Sci., 252,** 1203-1205. - 1964, Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de **Lymnaea stagnalis** L. Considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale. - Bull. **Biol. Fr. et Belg., 93,** 433-471.

RUSSEL (L.)., 1929. - The comparative morphology of the Elysioid and Aeolidioid types of the molluscan nervous system, and its bearing on the relationships of the Ascoglossan Nudibranchs. - **Proc. Zool. Soc. London,** 197-233.

TARDY (J.), 1962 a. - Observations et expériences sur la métamorphose et la croissance de **Capellinia exigua** (Ald. et H.) (Mollusque Nudibranche). - **C. R. Acad. Sci. Fr., 254,** 2242-2244.
1962 b. - Cycle biologique et métamorphose d'**Eolidina alderi** (Gastéropode, Nudibranche). - **C. R. Acad. Sci., Fr., 255,** 3250-3552.
1964. - Observation sur le développement de **Tergipes despectus** (Gastéropode Nudibranche). - **C. R. Acad. Sci. Fr., 258,** 1635-1637.
1969 a. - Etude systématique et biologique sur trois espèces d'Aeolidielles des côtes européennes (Gastéropodes Nudibranches). - **Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 68,** 1389, 1-40, 15 pl.
1969 b. - Contribution à l'étude des Nudibranches. - **Thèse de Doctorat d'Etat, Sci. Nat.,** Poitiers, 4 juillet 1969, C.N.R.S. nº 3287, Arch. orig. Centre document. nº 1-196, 9 pl. h. t.

THOMPSON (T.E.), 1958. - The natural history, embryology, larval biology and post larval development of **Adalaria proxima** (Alder et Hancock) Gastropoda Opisthobranchia. - **Phil. Trans.** B., **242**, 1-58.

1961. - The importance of the larval shell in the classification of the Sacoglossa and the Acoela (Gastropoda Opisthobranchia). - **Proc. Malac. Soc. London, 34**, 233-238.

1962. - Studies on the ontogeny of **Tritonia hombergi Cuvier** (Gastropoda Opisthobranchia). - **Phil. Trans. R. Soc. London**, B., **245**, 171-218.

1966. - Development and life history of **Archidoris pseudoargus. - Malacologia, 5**, 83-84.

1967. - Direct development in a Nudibranch, **Cadlina lævis**, a discussion on developmental processus in Opisthobranchia. - **J. mar. Biol., Ass.** U.K,, **47**, 1-22

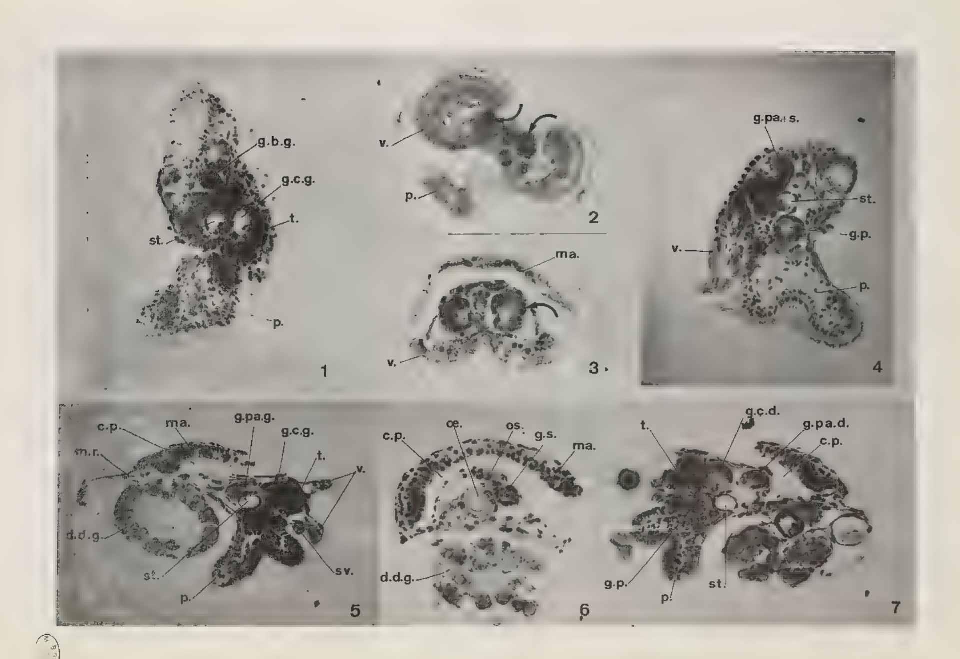
VAN MOL (J.J.), 1967. - Etude morphologique et phylogénétique du ganglion cérébroïde des Gastéropodes pulmonés (Mollusques). - **Acad. R. Belg. Sci., 37**, 1-168, 3 pl.

WIRZ (K.), 1952. - Remarque sur l'évolution du système nerveux des Opisthobranches - **Arch. Zool. Expér. gén., 88**, Notes et revue, 161-177.

---

Planche - Photographies 1,3 et 4 : **Tenellia ventilabrum** : (Dalyell), véligère à l'éclosion : coupes parasagittales, à gauche (1) montrant la télencéphalisation (t), et à droite (4), montrant l'ébauche des ganglions pariétal droit et supra-intestinal (g. pa + s.). 3 : coupe transversale au niveau des invaginations intravélaires (flèche) chez une véligère de 5 jours environ. 2 : **Amphorina cingulata** (A. et H.) : coupe transversale au niveau de l'amorce des invaginations intravélaires (flèches). 5, 6 et 7 : **Berthella plumula** (Montagu) ; véligère à l'éclosion : coupes parasagittales du côté gauche (5) et du côté droit (7) montrant la disposition des ganglions pariétaux gauche et droit et le massif de télencéphalisation intravélaire gauche et droit ; 6 : coupe transversale au niveau de l'osphradium et du supra-intestinal.

c.p. : cavité palléale ; d.d.g. : diverticule digestif gauche ; g.b.g. : ganglion buccal gauche ; g.c.d. : ganglion cérébro-pleural droit ; g.c.g. : ganglion cérébro-pleural gauche ; g.p. : ganglion pédieux ; g.pa.d. : ganglion pariétal droit ; g. pa. g. : ganglion pariétal gauche ; g.pa. + s. : ganglion pariétal et supra-intestinal ; g.s. : ganglion supra-intestinal ; ma. : manteau ; m.r. : muscle rétracteur gauche ; œ. : œsophage ; os. : osphradium ; p. : pied ; st. : statocyste ; sv. : sub-vélum ; t. : télencéphalisation ; v. : vélum.


g.b.g.
g.c.g.
t.
st.
p.
1
v.
p.
2
ma.
v.
3
g.pa.+s.
st.
g.p.
v.
p.
4
c.p.
ma.
g.pa.g.
g.c.g.
t.
m.r.
v.
d.d.g.
st.
sv.
p.
5
c.p.
oe.
os.
g.s.
ma.
d.d.g.
6
t.
g.c.d.
g.pa.d.
c.p.
g.p.
p.
st.
7

# EVOLUTION PHYLOGENETIQUE DU GANGLION CEREBROIDE CHEZ LES GASTEROPODES PULMONES

par Jean-Jacques VAN MOL (1)


## RESUME

Le ganglion cérébroïde des Pulmonés se caractérise par la présence d'un lobe accessoire : le procérébrum. Ce lobe, embryologiquement et anatomiquement distinct, est fondamentalement un ganglion d'association relié au cerveau proprement dit par deux connectifs qui sont en relation étroite avec les nerfs optique, tentaculaire et péritentaculaire.

L'organisation du procérébrum et ses rapports avec ces trois nerfs évolue suivant des modalités caractéristiques pour chacune des lignées de Pulmonés : Basommatophores, Stylommatophores et Soléolifères, au départ du stock ancestral des Archaeopulmonés.

Cette originalité d'organisation du cerveau est fondamentalement distincte de celle des Opisthobranches. La classification générale des Pulmonés est discutée en fonction de ces tranformations.



## SUMMARY

Pulmonates cerebral ganglia possess an accessory lobe : the Procerebrum, which is embryologically and anatomically distinct. Procerebrum is an associatory lobe lincked to the proper brain by two connectives who are associated to the optic, tentacular and peritentacular nerves. The organization of Procerebrum and its relationships with those nerves evolves characteristically for each Pulmonate stem : Basommatophora, Stylommatophora and Soleolifera from an ancestral stock : Archaeeopulmonata. This highly differenciated brain structure of Pulmonates is completely distinct from Opisthobranchs. General classification of Pulmonates is discussed in correlation with those transformations.


* * * *

La classification des **Gastéropodes Pulmonés** est un problème encore très controversé à l'heure actuelle. C'est ainsi que la position que doivent occuper des groupes tels que les **Ellobiidae** et les **Soleolifères**, de même que le degré d'affinité existant entre les **Pulmonés** et les **Opisthobranches** sont loin d'être unanimement définis. La diversité des opinions existant à ce propos résulte principalement du fait que les critères traditionnellement utilisés ne sont jamais totalement dépourvus d'ambiguité. Pour pouvoir classer correctement des organismes dans un système réflétant leur phylogénèse, il est essentiel de faire appel à des caractères monophylétiques d'une telle complexité de détail que l'exacte répétition de leurs transformations au cours de l'évolution soit hautement improbable.

---

(1) Service de Zoologie systématique. Université libre de Bruxelles - Belgique.

L'organisation du ganglion cérébroïde de ces Mollusques fournit précisément de tels caractères. Les travaux de DE NABIAS (1894-1899), PELSENEER (1901) et HANSTROM (1926-1929), VAN MOL (1967), ont montré que les ganglions cérébroïdes des Pulmonés sont pourvus d'un lobe accessoire auquel on a donné le nom de **Procerebrum** chez les Stylommatophores et de **lobe accessoire** chez les Basommatophores. FOL (1880), HENCHMANN (1891), SCHMIDT (1891), P. et F. SARASIN (1891) et PELSENEER (1901) ont précisé que ce lobe apparaît au cours de l'embryogénèse aux dépens de l'extrémité d'une invagination ectodermique qui est indépendante du massif de cellules qui va constituer le ganglion cérébroïde proprement dit.

Ce n'est que secondairement que ces deux éléments vont intimement s'associer. Le "tube cérébral", qui résulte de ce processus d'invagination, persiste chez l'adulte et constitue la **glande cérébrale** (LEVER, 1957-1962 ; VAN MOL, 1960-1967 ; KUHLMANN, 1963) à fonction probablement endocrine.

L'organisation du cerveau présente une série de transformations dont les étapes progressives permettent de reconstituer leur séquence et de préciser ainsi le schéma général de la classification de cette Sous-Classe. Ces modifications vont essentiellement affecter l'organisation du lobe accessoire ainsi que ses rapports avec le ganglion cérébroïde proprement dit. Dans un but d'uniformisation de la nomenclature seul le terme de **procerebrum** sera retenu pour désigner le lobe accessoire.

Chez les Pulmonés les plus primitifs, **Ellobiidae** et **Otinidae** (fig. 1 et 2) qu'il convient de grouper dans **l'Ordre des Archaeopulmonés**, le procérébrum est étroitement associé, d'une part au ganglion cérébroïde auquel il est relié par deux connectifs procérébraux, et d'autre part aux nerfs tentaculaire, péritentaculaire et optique (fig. 1). De faible volume, il est constitué principalement d'un nombre encore relativement réduit de neurones d'association, ou globineurones, qui constituent à proximité du cerveau un dernier relais sur le trajet du nerf tentaculaire. Celui-ci est en relation avec des lobules sensoriels encore dispersés qui sont situés dans le tentacule. Les deux connectifs procérébraux constituent la liaison entre le procérébrum et le ganglion cérébroïde. Chacun de ces connectifs a des rapports précis et constants avec les racines profondes des trois nerfs qui ont pénétré dans le procérébrum : le connectif procérébral antérieur est emprunté par les fibres des nerfs tentaculaire et péritentaculaire qui se poursuivent ensuite dans le neuropile du ganglion cérébroïde, le connectif procérébral postérieur présente des rapports similaires avec le nerf optique.

Chez les **Archaeopulmonés**, le procérébrum présente l'organisation la plus primitive rencontrée chez les Pulmonés, son faible développement (fig. 2 PC), son plan d'organisation non modifié en sont les critères les plus importants. Il faut ajouter le fait que le tube cérébral (fig. 1 glc) conserve son aspect embryonnaire et communique toujours avec le milieu extérieur, et, que les ganglions tentaculaires ne sont pas encore concentrés en une masse unique.

Chez les **Basommatophores** le procérébrum va subir une évolution régressive qui va se concrétiser par la disparition progressive des globineurones parallèle à la disparition du ganglion tentaculaire, et la perte de son étroite association avec les nerfs qui en étaient issus (fig. 3 à 8).

L'amorce de ce processus est déjà perceptible chez **Trimusculus** (fig. 3 et 4) : le volume relatif du procérébrum a déjà diminué, les globineurones se sont raréfiés et on constate déjà l'apparition de nombreux neurones de taille moyenne. Simultanément le nerf tentaculaire s'amincit corrélativement à la régression des lobules sensoriels des tentacules et la réduction des tentacules mêmes. Les trois nerfs procérébraux ont cependant conservé leurs connections originelles avec le procérébrum et les connectifs procérébraux.

Aux étapes suivantes, les globineurones sont complètement disparus et sont remplacés par des neurones de plus grande taille, le volume relatif du procérébrum décroit progressivement. Les nerfs qui étaient issus du procérébrum, s'en écartent progressivement et émergent dès lors directement du ganglion cérébroïde, ces nerfs conservent cependant toujours de nettes relations avec le procérébrum : les nerfs tentaculaire et péritentaculaire sont toujours partiellement constitués de fibres originaires du procérébrum qui empruntent le connectif procérébral antérieur, de même le nerf optique maintient des connections avec le connectif postérieur (fig. 8).

Chez les Amphibolidae, Latiidae, Chilinidae et Ancylidae les trois nerfs procérébraux traversent toujours le procérébrum. Chez les Siphonariidae (fig. 5) seul le nerf optique émerge du procérébrum après avoir emprunté le connectif procérébral postérieur. Chez les Lymnaeidae (fig. 8) et Planorbidae, les trois nerfs émergent directement du ganglion cérébroïde, le procérébrum est très réduit.

Chez ces derniers, un organe sensoriel secondaire apparaît dans la partie basale et externe du tentacule, mais son organisation n'atteint pas le développement et la complexité du ganglion tentaculaire des Stylommatophores (DEMAL, 1955). La fonction associatrice du procérébrum est perdue, sa nouvelle fonction demeure énigmatique. Le procérébrum se présente comme un organe vestigial excepté par le fait que certains de ses éléments établissent des rapports nouveaux avec la glande cérébrale.

LEVER (1957-1961), NISHIOKA et al. (1964), VAN MOL (1967) ont montré que chez Lymnaea, Ancylus et Chilina certains neurones sécréteurs émettent des prolongements vers la lumière de la glande qui ne subsiste qu'à l'intérieur du procérébrum. Chez les Siphonariidae, ce sont des cellules glandulaires épithéliales, situées dans le procérébrum ou en dehors de lui, qui déversent leurs sécrétions dans la lumière de la glande. Les Amphibolidae sont les seuls Pulmonés chez lesquels toute trace de la glande cérébrale a disparu chez l'adulte.

Chez les Stylommatophores, les rapports entre le procérébrum et le ganglion cérébroïde sont modifiés par la perte du connectif procérébral postérieur (fig. 10 à 14). Cette disparition est progressive, chez les Succineidae et Rumina decollata (COOK, 1966 ; VAN MOL, 1967) un vestige du connectif procérébral postérieur subsiste, il a cependant perdu tout rapport avec le nerf optique (fig. 11). Il en résulte une fusion complète du procérébrum au ganglion cérébroïde qui se présente sous forme d'un lobe cérébral (fig. 10 et 13). Le nerf optique libéré de ses attaches originelles émerge soit directement du ganglion cérébroïde (Achatinidae) soit, le plus souvent, traverse le connectif procérébral antérieur avant de quitter le cerveau. Le procérébrum s'accroit pour constituer un lobe d'association volumineux en rapport direct avec le ganglion sensoriel du tentacule postérieur (fig. 14 : gol). L'unité fonctionnelle que constituent ces deux organes a été démontrée par HANSTROM (1926) et DEMAL (1955). Le ganglion nerveux du tentacule postérieur constitue un relais à deux niveaux pour les influx nerveux provenant des cellules de la calotte sensorielle apicale, le procérébrum constitue un troisième niveau d'association pour ces influx. Cette organisation semble corrélative à un sens olfactif développé (KIECKEBUSCH, 1953 et KITTEL, 1956). Le nerf optique semble ne pas interférer avec l'organisation du procérébrum. La spécialisation du tentacule postérieur qui consiste en l'acquisition du pouvoir d'invagination rapide semble associée à l'acquisition d'un nerf nouveau : le nerf péritentaculaire externe, le nerf péritentaculaire interne étant l'homologue du nerf péritentaculaire commun à tous les Pulmonés.

L'organisation du ganglion cérébroïde va se spécialiser par l'apparition progressive de lobes plus ou moins distincts : le mésocérébrum et le métacérébrum, ce sont les Sigmurèthres qui présentent ce caractère avec le plus de netteté. La glande cérébrale se présente sous une grande diversité d'aspect, elle est partiellement ou complètement enclose dans le procérébrum, des connections entre cette glande et des éléments nerveux n'apparaissent jamais.

Chez les Soleolifères, on constate une remarquable convergence avec les Stylommatophores. Les ganglions cérébroïdes ont apparemment acquis le même degré de complexité et les tentacules renferment également des ganglions sensoriels très élaborés, mais le procérébrum des Soléolifères a conservé les traits caractéristiques de son organisation originelle : les deux connectifs procérébraux sont conservés ainsi que leurs rapports précis et complexes avec les nerfs tentaculaire, péritentaculaire et optique (fig. 15 et 16). Le dédoublement du nerf péritentaculaire, comme il existe chez les Stylommatophores, ne se réalise pas.

Chez les Onchidiidae l'organisation du ganglion cérébroïde et du procérébrum, qui demeurent morphologiquement séparés, ne montre aucun progrès apparent sur celle des Ellobiidae.

Chez les Veronicellidae et les Rathouisiidae, la fonction associatrice du procérébrum est considérablement amplifiée par la multiplication des globineurones (fig. 16). Ce fait est corrélatif au grand développement d'un ganglion sensoriel tentaculaire complexe.

La glande cérébrale des Soléolifères constitue un follicule clos complètement inclus dans le procérébron, mais, comme chez les Stylommatophores, aucune association avec les éléments nerveux ne s'établit.

L'originalité de l'organisation du ganglion cérébroïde ainsi que les étapes progressives des transformations qui apparaissent au niveau du procérébrum confirment le monophylétisme des Pulmonés.

Chez les **Opisthobranches**, on constate que le ganglion cérébroïde a également une origine embryologique double. Par un processus d'invagination ectodermique tout à fait similaire une partie du ganglion cérébroïde se constitue, mais elle ne persiste cependant pas sous la forme d'un lobe distinct ni aucune trace de cette invagination ne persiste chez l'adulte (TARDY, 1970).

Cette similitude de l'organogénèse du ganglion cérébroïde confirme certainement l'origine commune des Opisthobranches et des Pulmonés. Il n'en demeure pas moins que les tendances évolutives manifestées par ces deux groupes sont totalement divergentes et ne justifient pas leur regroupement en une Sous-Classe unique.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BOETTGER, C.R., 1954. - Die systematik der Euthyneuren Schnecken. - Ver. Deutsch. Zool. Geselsch. in Tübingen, 253-284.

BOUVIER, L., 1888. - Système nerveux des Gastéropodes Prosobranches. - Ann. Sci. Nat. 3.

BROWN, H.H., 1934. - A study of a Tectibranch Gastropod Mollusc, **Philine aperta L.** - Trans R Soc Edimburg, 58 (I), 179-210.

BULLOCK T.H. and HORRIDGE G.A., 1965. - Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. 2 vol. - Freeman and C° San Francisco.

COOK H., 1966. - Morphology and histology of the central nervous system of **Succinea putris L.** - Arch. Neerl. Zool. 18 (I), 1-72,

DEMAL J., 1955. - Essai d'histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes - Acad. R. Belg Cl. Sci. 29 (I).

DRYER F.T., 1910. - Uber des Blutgefäss-und Nervensystem von Aeolididae und Tritoniadae. - Zeitschr. f. Wiss. Zool. 96, 373-418.

FOL H , 1875. - Etude sur le développement des Mollusques. Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Arch. Zool. Exp. Gén. 8, 103.

FRANC A., 1943 - Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens. - Thèse, Imp. Michaud, Alger.

FRETTER V., 1943. - Studies in the functionnal morphology of **Onchidella celtica** (F. et H.) - J. Mar. Ass. U.K. 25, 685-720.

GHISELIN T., 1965. - Is Pulmonate a monophyletic taxon? - Ann. Rep. Amer. Malac. Un., pp. 19-20.

HANSTROM B., 1926. - Vergleich zwischen der Innervation der Fühler bei Stylommatophoren und Basommatophoren Pulmonaten. - Zool. Anz. 66, 197-297.
Zur verchleischenden anatomie des Zentralnervensystems der Opisthobranchier. - Zeitschr. f. Morphol. u. Okol. d. Tiere. 16 (I) 29, 101-112.

HENCHMANN A.P., 1891. - The origin and development of the Central nervous system of **Limax maximus.** - Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. 20, 169-208.

HUBENDICK,B., 1947. - Phylogenie und Tiergeographie der Siphonariidae. Zur Kentnis der Phylogenie in der Ordnung Basommatophora und Ursprung der Pulmonatengruppe. - Zool. Bidrag, Uppsala, 24, 1-216.

KIECKEBUSCH W., 1953 - Beitrag zur Physiologie des chemischen Sinnes von **Helix pomatia**. - Zool. Jhb. Allg. Zool. u. Physiol. 64.

KITTEL R., 1956. - Untersuchungen über den Geruchs und Geschmackssinn bei den Gattungen **Arion** und **Limax** (Moll. Pulmonata). - Zool. Anz. 157, 185-195.

KUHLMANN D., 1963. - Neurosekretion bei Heliciden (Gastropoda). - Zeitschr. f. Zellforschung. 60, 909-932.

LABBE A , 1936. - La phylogénèse possible des Silicodermés. - Mém Mus Hist. Nat. Belg. Mélanges P. Pelseneer, 2e série, 3, 15-21.

LEMCHE H - The anatomy and Histology of **Cylichna** (Gast. Tectibranchiata). - Spolia Zool. Mus. Hauniensis, Copenhag. 16.

LEVER J., 1957. - Some remarks on neurosecretory phenomena in **Ferrissia** sp. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterd. C, 61 (2), 235-242.

LEVER J., BOER, DUIVEN, LAMMENS, WATTEL, 1959. - Some observations on follicle glands in Pulmonates. - Kon. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterd. C, 62 (2)

MARCUS E., 1960. - On **Siphonaria hispida**. - Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Un. Sao Paulo, 260, Zoologia : 23, 107-140.

MORTON J.E., 1955. - The evolution of the Ellobiidae with a discussion on the origin of Pulmonates. - Proc. Zool. Soc. Lond. 125, 127-168

NABIAS B. de, 1894. - Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. - Actes Soc. Lin. Bordeaux, 47, 11-202
1899. - Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes aquatiques, le cerveau des lymnées. - Actes Soc. Lin. Bordeaux, 54, 47-74.

NISHIOKA R.S., SIMPSON L. et BERN H., 1964. - The fine structure of the follicle gland of the snail **Lymnaea auricularia**. - Veliger 7 (I), 1-4.

PELSENEER P., 1901. - Etudes sur les gastéropodes Pulmonés. - Mém. Acad. R. Belg. 54, 1-74.
1911. - Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. - Mém. Acad. R. Belg., série 2, 3, 3-167.

PILSBRY H.A., 1948. - Land Mollusca of North America. - Vol. II, pt. 2, Monogr. Acad. Nat. Sci Philadelphia.

RAVEN P., 1958. - Morphogenesis. The analysis of Molluscan development. - Pergamon, London.

SARASIN P.F., 1899 - Die Land Mollusken von Celebes Materialen uur Naturgeschichte der Insel Celebes. - Bd. II.

TARDY J., 1970. - Contribution à l'étude des métamorphoses chez les Nudibranches. - Ann. Sci. Nat. Zool. 12es, 12 (3), 299-370.

VAN MOL J -J., 1961. - Etude histologique de la glande céphalique au cours de la croissance chez **Arion rufus L.** - Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 91, 45-55.
1967. - Etude morphologique et phylogénétique du ganglion cérébroïde chez les Gastéropodes Pulmonés (Mollusca). - Mém. Acad. R. Belg. 37 (5), 1-168.

WENDELAAR BONGA S.E., 1970. - Ultrastructure and mistochemistry of neurosecretory cells and neurohaemal areas in the pond snail **Lymnaea stagnalis** (L.). - Z. Zellforsch. 108, 190-224.

ZILCH A. in WENZ W., 1959-1961. - Handbuch der Paläozoologie. - Bd. 6 T 12 Euthyneura. Borntraeger, Berlin.

## LEGENDE DES FIGURES

Figures 1 et 2 : ARCHAEOPULMONES : 1 : **Melampus liberianus**, distribution des nerfs cérébraux et morphologie de la tête ; 2 : **Ovatella myosotis**, coupe histologique dans le procérébrum intéressant les deux connectifs procérébraux.

Figures 3 à 9 : BASOMMATOPHORES : 3 et 4 : **Trimusculus reticulatus**, morphologie du ganglion cérébroïde gauche et coupe histologique dans le ganglion au niveau des deux connectifs procérébraux ; 5 et 6 : **Siphonaria pectinata** : coupe histologique dans le procérébrum intéressant les deux connectifs procérébraux et morphologie du ganglion cérébroïde gauche ainsi qu'une coupe transversale de la glande céphalique ; 7 et 8 : **Lymnaea stagnalis** : morphologie du ganglion cérébroïde gauche et coupes histologiques dans le procérébrum ; 9 : **Lymnaea stagnalis** . distribution des nerfs cérébraux et morphologie de la tête.

Abréviations :

a : axones en rapport avec la glande cérébrale
B : bouche
BS : bouton sensoriel
CC : commissure cérébrale
CCB : connectif cérébro-buccal
CCPd : connectif cérébro-pédieux
CCPl : connectif cérébro-pleural
CD + CLD + CMD : corps dorsal
CF : neurone géant
Cgs : canal salivaire
CPa : connectif procérébral antérieur
Cpp : connectif procérébral postérieur
glc : glande cérébrale
GPd : ganglion pédieux
GPl : ganglion pleural
GV . ganglion viscéral
mrph : muscles rétracteurs du pharynx
ngl : nevroglie
nle : nerf labial externe
nli : nerf labial interne
nlm : nerf labial médian
nmrp : nerfs des muscles rétracteurs du pharynx
nn : nerf nucal (nerf d'origine pleurale fide WENDELAAR BONGA)
nop : nerf optique
not : nerf de l'otocyste
np : nerf péritentaculaire
nt : nerf tentaculaire
O : œil
Oe : œsophage
PC : procérébrum
Ph : pharynx
PL : palpe labial
T : tentacule



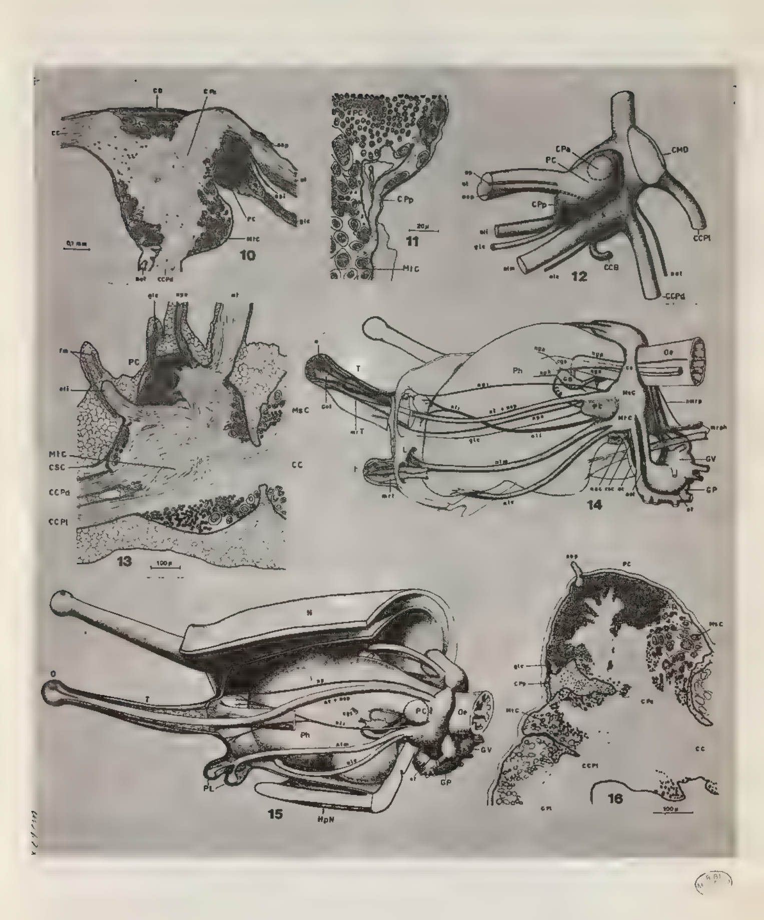
Oe
Ph
PC
PL
GPl
GPd
1
2
CC
CD
CPa
PC
CPp
3
PC
CCP
4
PC
CPa
5
50μ
CC
CD
CPa
PC
CPp
6
CMD
LD
CLD
CCPl
PC
CCPd
LV
7
CPa
PC
CPp
8
PC
PL
Ph
CC
PC
Oe
GV
9

Figures 10 à 14 : STYLOMMATOPHORES : 10 à 12 : **Succinea putris** : coupe histologique dans le ganglion cérébroïde au niveau du procérébrum, coupe intéressant le connectif procérébral postérieur et morphologie du ganglion cérébroïde gauche , 13 : **Marconia lata** (Streptaxidae) coupe dans le ganglion cérébroïde et le procérébrum ; 14 : **Arion rufus** : distribution des nerfs cérébraux et morphologie de la tête.

Figures 15 et 16 : SOLEOLIFERES : 15: **Veronicella langsdorfi** : distribution des nerfs cérébraux et morphologie de la tête ; 16 : **Atopos australis** (Rathouisiidae) : coupe histologique dans le ganglion cérébroïde au niveau du procérébrum.

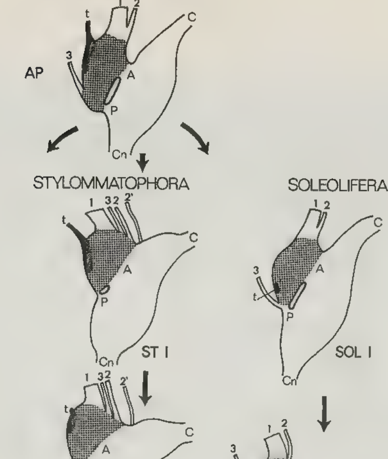
Abréviations (voir figures 1 à 9) :

| | | | |
|---|---|---|---|
| ac | : artère cérébrale | nac | : nerf de l'artère cérébrale |
| GB | : ganglion buccal | npe | : nerf péritentaculaire externe |
| HpN | : hyponotum | npi | : nerf péritentaculaire interne |
| Msc | : mésocérébrum | ot | : otocyste |
| Mtc | : métacérébrum | T | : tentacule postérieur (ommatophore) |
| N | : notum | t | : tentacule antérieur |



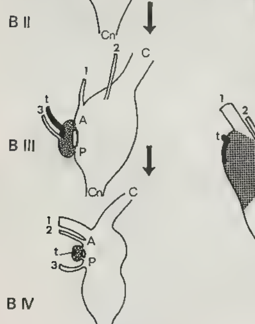
10
11
12
13
14
15
16
PC
CPa
CPp
MtC
CMD
CCPl
CCB
CCPd
MsC
CSC
CC
Oe
Ph
T
GV
GP
PL
HpN
N
20μ
100μ

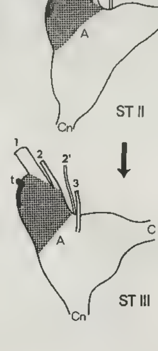
ARCHAEOPULMONATA




BASOMMATOPHORA

B I



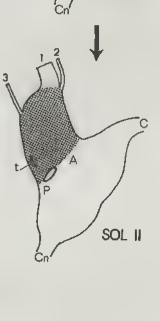




Figure 17 : Schéma illustrant les étapes de la transformation du Procérébrum au cours de l'évolution des Gastéropodes Pulmonés. Les points schématisent les neurones d'association, les cercles : les neurones de taille moyenne.
Archaeopulmonata : Ellobiidae
Basommatophora : BI : Trimusculidae ; BII : Amphibolidae, Chilinidae, Latiidae, Ancylidae ; BIII : Siphonariidae ; BIV : Lymnaeidae, Planorbidae.
Stylommatophora : STI : Succineidae ; STII : Orthurèthres ; STIII : Sigmurèthres, Achatinidae.
Soleolifera : SOLI : Oncidiidae ; SOLII : Veronicellidae, Rathouisiidae.
1 : nerf tentaculaire ; 2 : nerf péritentaculaire (Stylommatophores : 2 n.p. externe ; 2' : n.p. interne) ; 3 : nerf optique.
C : commissure cérébrale ; Cn : connectif cérébro-pleural ; A : connectif procérébral antérieur ; P : connectif procérébral postérieur ; T : glande cérébrale.

# CYCLE BIOLOGIQUE D'*Acroloxus lacustris*

par Danièle GAMULIN (1)

## RESUME

*Acroloxus lacustris* fréquente en petit nombre les eaux douces européennes, le plus souvent lacs ou mares, mais aussi eaux à très faible courant.

Le cycle biologique complet est obtenu au laboratoire en élevant les Mollusques par lot de 25 individus dans des récipients de verre, dans une salle d'élevage à température constante (19-20°C). Une grande similitude est constatée dans le déroulement du cycle biologique des animaux élevés au laboratoire et de ceux trouvés dans les stations naturelles.

L'espèce est annuelle, la reproduction ayant lieu de fin février à fin avril. Le développement embryonnaire s'effectue en 4 semaines. Les individus nés en avril-mai sont adultes en octobre ; à cette période, copulation et oviposition n'ont lieu que dans les conditions de laboratoire ; dans la nature les Mollusques passent l'hiver dans la vase des étangs, attendant l'arrivée du printemps pour se reproduire.

Au laboratoire, un *Acroloxus lacustris* adulte, pond entre 2 et 5 capsules ovigères, chacune contenant de 3 à 6 embryons ; chaque Mollusque donne naissance à 15 embryons en moyenne au cours d'une durée moyenne d'activité reproductrice de 7 semaines (valeurs extrêmes 2 et 16). Cette intensité reproductrice basse, explique sans doute les faibles effectifs des populations rencontrées dans la nature.

## SUMMARY

*Acroloxus lacustris* occurs in small number in european freshwaters, mostly lakes or pools, but also slow-flowing rivers.

The complete life-cycle is obtained in the laboratory by keeping groups of 25 snails in gass jars in a breeding-room at constant temperature (19-20°C). A great likeness is noticed for the establishement of the life-cycle of animals of laboratory and of these of field-stations.

The species is an annual one, reproduction occuring from the late February to the late April. The embryonic development lasts 4 weeks. The snails born in April-May are mature in october ; in this period copulation and oviposition occur only under laboratory conditions ; in field-stations, the snails overwinter in the mud of pools, waiting for spring for reproduction.

---

(1) Département de Biologie animale et Zoologie, U.E.R. Sciences de la Nature, Université Lyon I - Villeurbanne

Under laboratory conditions, each mature **Acroloxus lacustris** lays from 2 to 5 egg-capsules, each egg-capsule containing from 3 to 6 embryos ; each snail produces an average number of 15 embryons during an average period of 7 weeks (extreme values 2 and 16). This low reproductive intensity perhaps can explain the small effectives of populations collected in nature.

* * * *

## INTRODUCTION

**Acroloxus lacustris** est un Mollusque d'eau douce, Basommatophore de la famille des **Ancylidae** et de la sous-famille des **Acroloxinae** (BURCH, 1960 - HUBENDICK, 1962). Cette espèce a été signalée principalement en Europe. ILLIES (1967) note sa présence dans toutes les régions : depuis l'ouest méditerranéen jusqu'au Caucase, en Finlande et dans les îles britanniques. DEAN (1907), EVANS (1956), TAYLOR (1962), BASCH (1963) en font mention en Angleterre. MAITLAND (1965) en Ecosse, KOZOV (1936) et HUBENDICK (1969) dans le lac Baikal, POLINSKY (1929) dans le lac Ohrid. Pour la France, GERMAIN (1930-1931) signale ce Mollusque comme étant "commun ou très commun partout".

Bien qu'il ne s'agisse pas d'une espèce rare, **A. lacustris** n'a pas fait l'objet de nombreux travaux. Seules la morphologie et l'anatomie ont été étudiées un peu plus largement : LEHMANN (1873), SHARP (1883), ULICNY (1888) [ces trois auteurs cités dans HUBENDICK (1960)] ANDRE (1893), ROTARIDES (1934), ODHNER (1941), HUBENDICK (1960-1962), DEMIAN (1962).

La biologie de ce Mollusque est peu connue. FROMMING (1956) note sa présence dans les **eaux stagnantes** (mares, étangs, marais) . IMHOF (1966) remarque qu'il est associé à la zone des roseaux entourant un lac autrichien. MAITLAND (1965) le récolte en petite quantité en Grande-Bretagne, et seulement dans les **eaux dures à faible courant** : sa répartition est l'opposé de celle d'**Ancylus fluviatilis**.

Quelques traits de son écophysiologie ont été mis en place par BERG (1952) puis par MAITLAND (1965). BERG récolte l'animal dans les eaux stagnantes, sur les tiges des plantes aquatiques recouvertes d'algues et de vase ce Pulmoné est **limnophile** contrairement à **A. fluviatilis**, rhéophile. BERG étudie la consommation en $O_2$ de ces deux espèces et trouve que, bien que les biotopes soient différents, leur métabolisme respiratoire est identique . **A. lacustris** serait capable de vivre plusieurs jours dans une eau débarrassée d'$O_2$ (ce fait avait déjà été signalé par ODHNER (1941) cité dans BERG (1952)).

BURCH (1960 et 1962), par une étude chromosomique, précise la position systématique d'**Acroloxus** au sein de la famille des **Ancylidae**.

## I - LA NICHE ECOLOGIQUE ET LES CONDITIONS D'ELEVAGE

Les populations rencontrées dans la région lyonnaise ne sont jamais très riches en individus ; ce fait ne semble pas original et il pourrait être une explication de la pauvreté de la littérature en ce qui concerne cet animal.

On récolte les Mollusques sur des fragments de feuilles immergées plus ou moins pourrissantes, feuilles de végétaux qui peuplent les berges des mares et des canaux (Typha, Phragmites, Alnus, Acer, Robinia) : ces feuilles sont couvertes d'algues microscopiques (algues brunes pour la plupart).

Le plus souvent l'espèce a été trouvée dans les eaux stagnantes, même croupies, ayant un substrat vaseux. Cependant je l'ai récoltée aussi dans des eaux claires et qui se renouvellent (BERG, 1952) signale cette indifférence).

Au laboratoire le cycle biologique complet est obtenu en élevant les Mollusques à température ambiante constante (19-20°C), dans des récipients de verre circulaires, contenant 200 ml d'eau de la station naturelle et des fragments de feuilles de végétaux ; l'eau des récipients est renouvelée mensuellement et par moitié seulement. Des expériences préliminaires ayant mis en évidence un effet de groupe, les divers élevages comprenaient des lots de 25 individus. Les relevés sont hebdomadaires, ce qui évite de trop perturber les animaux.

## II - LES DIVERSES PHASES DU CYCLE BIOLOGIQUE ET LEUR DUREE

Ce sont respectivement la période prénatale avec les œufs contenus dans les capsules ovigères, le développement embryonnaire et l'éclosion, et la période postnatale que l'on décompose en phase juvénile, phase adulte et phase de sénescence.

### 1) LA PERIODE PRENATALE

Le Tableau 1 regroupe les résultats de 4 années. Il indique le moment où a lieu le dépôt des capsules ovigères, la durée du développement embryonnaire et la période d'éclosion des nouveaux-nés. Il s'agit uniquement d'élevages de laboratoire.

#### A) LES ŒUFS ET LES CAPSULES OVIGERES

Les capsules ovigères sont déposées sur la face inférieure des feuilles et sur les parois des récipients d'élevage.

- **Morphologie** : elles sont transparentes, arrondies, bombées, étroitement appliquées au substrat, avec un *exitus terminalis* net ; elles atteignent entre 1,5 et 3 mm de diamètre. Chaque capsule contient plusieurs œufs, assez gros et ovoïdes.

- **Nombre d'embryons par capsule ovigère** : le Tableau 3 montre qu'en moyenne, une capsule ovigère contient 4 embryons · cette valeur correspond à des élevages au laboratoire portant sur 5 années. Les capsules ovigères récoltées sur le terrain contiennent un plus grand nombre d'embryons que celles pondues au laboratoire : il peut y avoir jusqu'à 18 embryons dans une même capsule.

- **Période de dépôt des capsules ovigères** : dans la nature, la période de dépôt des capsules s'étend de fin février à mi-mai, suivant les conditions météorologiques des années, la plus grande abondance se situant en avril-mai. Au laboratoire la période de dépôt est plus étendue, mais le maximum a lieu en avril-mai (cf. Tabl. 1) ; on a obtenu des pontes en automne.

#### B) LES EMBRYONS ET LE DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Les stades de développement et leur durée ont fait l'objet d'une publication. Il s'écoule 4 semaines en moyenne entre le moment de la ponte et celui de l'éclosion de la capsule (cf. Tabl. 1). Il y a un certain nombre d'embryons abortifs dont le développement s'arrête au stade IV, c'est-à-dire environ deux jours après la ponte. L'étude plus précise de ces embryons abortifs a montré que leur présence est la plus fréquente parmi les capsules ayant le plus grand nombre d'embryons. Le pourcentage d'embryons abortifs peut atteindre 22 %.

#### C) L'ECLOSION

L'éclosion se fait par rupture de la membrane de la capsule du côté opposé à l'*exitus terminalis*. C'est une épreuve difficile, puisque à ce stade la mortalité peut frapper 14 % de l'effectif.

Les jeunes naissent identiques à l'adulte : ils mesurent entre 0,6 et 0,7 mm de longueur. Leur coquille est plus ou moins translucide et présente des stries radiales ; l'apex de cette coquille est le plus souvent tourné vers la gauche de l'animal, mais peut parfois être médian. Dès leur sortie de la capsule, ils se déplacent sur le substrat à la recherche de la nourriture, en éprouvant au début quelque difficulté à adhérer parfaitement au support.

### 2) LA PERIODE POSTNATALE

Le tableau 2 regroupe les résultats concernant les trois phases de la période postnatale : phase juvénile, phase adulte et phase sénile. Comme les relevés sont hebdomadaires, les durées sont exprimées en semaines. Tous les élevages sont entrepris à partir de lots de 100 nouveaux-nés ; les résultats de dénombrement sont donc exprimés en pourcentages.

A) PHASE JUVENILE

Cette période se caractérise par la croissance des individus, qui s'étend sur une durée moyenne de 18 semaines, soit plus de la moitié de la longévité de l'animal.

Au cours de cette période, on note aussi une certaine mortalité puisque seulement 43,6 % des nouveaux-nés atteignent leur maturité dans les élevages (cf. Tabl. 2).

B) PHASE ADULTE

Durant cette période où la croissance se ralentit, a lieu la reproduction.

- **Copulation et oviposition :** *A. lacustris* est hermaphrodite. Les individus s'accouplent deux par deux : je n'ai jamais observé de chaines d'individus comme on le signale dans la littérature pour *Ancylus*. L'observation des accouplements est assez exceptionnelle. La copulation doit avoir lieu à l'obscurité ou tout au moins à l'abri de la lumière : les copulants que l'on a eu l'occasion de récolter, se trouvaient toujours sur la face inférieure des feuilles. Les deux individus se chevauchent et sont orientés dans le même sens. Les orifices génitaux sont situés sur le côté droit de l'animal. La durée de la copulation n'a pu être appréciée : dès que les Mollusques sont dérangés, il se séparent. Chez *Ancylus fluviatilis*, elle dure deux heures environ (PELSENEER, 1935).

Je n'ai pas réussi à surprendre d'animaux en train de déposer leur capsule ovigère. L'oviposition a lieu à l'obscurité comme le prouvent les expériences : les animaux placés à l'obscurité pendant la journée déposent des capsules ; ceux maintenus en lumière continue pendant la nuit ne pondent pas. Il y a oviposition pendant six semaines en moyenne.

- **Intensité reproductrice :** J'ai abordé cette étude en considérant d'une part l'intensité reproductrice en fonction de la saison, d'autre part l'intensité reproductrice au cours de la vie de l'animal. Cette intensité reproductrice peut s'exprimer par le nombre de capsules ovigères le nombre total et moyen d'œufs par capsule et par individu.

Les résultats portant sur cinq ans sont groupés dans le Tableau 3.

Au laboratoire, un *Acroloxus lacustris* adulte pond entre 2 et 5 capsules ovigères (moyenne : 3,7 capsules) contenant entre 3 et 6 embryons chacune (moyenne : 3, 8). Il donne donc naissance à 15 embryons en moyenne (valeurs extrêmes : 5 et 29) au cours d'une période d'activité reproductrice d'une durée moyenne de 7 semaines (valeurs extrêmes : 2 et 16 semaines).

On a distingué dans la période d'activité reproductrice les 3 premières semaines où la reproduction est intense (les capsules pondues sont plus nombreuses et elles contiennent un plus grand nombre d'embryons) et les semaines où l'activité reproductrice est beaucoup plus réduite. Cette dernière phase peut être totalement absente du fait de la mort des géniteurs, ou au contraire très étalée dans le temps (jusqu'à 13 semaines).

C) PHASE DE SENESCENCE

Il y a arrêt de la reproduction ; les animaux ne grandissent pratiquement pas. Cette période de postreproduction a une durée variable : de 0 à 30 semaines. Très peu d'individus ont l'occasion de la vivre ; la plupart meurent peu de temps après s'être reproduits.

## CONCLUSION

D'après ces résultats, *Acroloxus lacustris* apparaît comme une espèce monocyclique : au laboratoire on obtient une seule génération par an, et dans la nature on ne récolte des capsules ovigères qu'à une seule période de l'année.

Un *Acroloxus lacustris* né en avril, atteint sa maturité génitale à la fin de l'automne ; à cette époque dans la nature les conditions climatiques défavorables empêchent la reproduction ; l'animal s'enfouit dans la vase pour passer l'hiver ; il se reproduira au printemps (à cette époque, dans la nature on ne récolte que de très gros individus).

Au cours de sa vie un **Acroloxus** pond en moyenne 15 œufs répartis dans 4 capsules ovigères. Du fait de la forte mortalité embryonnaire (53 %), ces 15 œufs ne donneront que 7 nouveaux-nés ; parmi ceux-ci, 43 % seulement deviendront adultes soit 3 individus. Au total un adulte en donnerait finalement 3.

Ce calcul du taux d'accroissement de la population doit se faire sur des effectifs de Mollusques dans leur milieu naturel ; mais ces études au laboratoire donnent un aperçu de ce qui peut se passer dans la nature ; ces résultats pourraient confirmer les faibles effectifs des populations rencontrées.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERG K., 1952. - On the oxygen consumption of Ancylidae (Gastropoda) from an ecological point of view. - **Hydrobiologia**, 4, 225-267.

GAMULIN D., 1973. - Les capsules ovigères d'**Acroloxus lacustris**. - **Bull. Soc. Zool. France**, 98, 2, 301-305.

GERMAIN L., 1930-1931. - Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France, n° 21-22. - **Lechevallier édit.**, Paris, 897 p., 470 fig., 13 pl.

HUBENDICK B., 1962. - Studies on **Acroloxus** (Moll. Basomm.). - **Göteborgs K. Vet. Vitterh. Samh. Handl.**, 9 (B) 1-68.

MAITLAND F.S., 1965. - Notes on the biology of **Ancylus fluviatilis** in the river Endrick, Scotland. - **Proc. malacol. Soc. London**, 36, n° 6, 339-347.

PELSENEER P., 1935. - Essai d'Ethologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. Bruxelles, 661 p.

TABLEAU 1 : La période prénatale : sa place dans l'année et sa durée

| Mise en élevages des géniteurs récoltés sur le terrain | Date de dépôt des capsules ovigères | Durée du développement embryonnaire | Date d'éclosion |
|---|---|---|---|
| Février 1970<br>Avril 1970<br>Mai 1970 | Mi-mars 1970<br>Fin-avril 1970<br>Fin mai 1970 | 5 semaines<br>4 semaines<br>3 semaines | Fin avril<br>Fin mai<br>Mi-juin |
| Septembre 1971 | Fin septembre 1971 | 6 semaines | Début novembre |
| Février 1972<br>Avril 1972<br>Juin 1972 | Mi-mars 1972<br>Mi-avril 1972<br>Début juin 1972 | 4 semaines<br>3 semaines<br>3 semaines | Mi-avril<br>Mi-mai<br>Fin-juin |
| Mars 1973<br>Mai 1973 | Fin mars 1973<br>Fin mai 1973 | 4 semaines<br>3 semaines | Fin avril<br>Mi-juin |
| Moyenne | Mi-mars à début juin | 4 semaines | Mi-avril à fin juin |

TABLEAU 2 : La période postnatale d'A. lacustris : différentes phases de la vie du Mollusque et leur durée respective

| Nombre de jeunes devenus adultes | Durée de la phase juvénile (préreproductrice) | Durée de la phase adulte (reproductrice) | Durée de la phase sénile (postreproductrice) | Total des 3 phases (longévité) |
|---|---|---|---|---|
| 1970 : 77 %<br>36 %<br>44 % | 21 semaines<br>18 semaines<br>19 semaines | 9 semaines<br>6 semaines<br>16 semaines | 3 semaines<br>30 semaines<br>17 semaines | 33 semaines<br>54 semaines<br>52 semaines |
| 1971 : 38 % | 24 semaines | 2 semaines | 6 semaines | 32 semaines |
| 1972 : 25 %<br>49 %<br>36 % | 14 semaines<br>20 semaines<br>10 semaines | 3 semaines<br>2 semaines<br>2 semaines | 0 semaine<br>0 semaine<br>0 semaine | 17 semaines<br>22 semaines<br>12 semaines |
| Moyenne : 43,6 % | 18 semaines | 5,7 semaines | 8 semaines | 31,7 semaines |

TABLEAU 3 - Intensité reproductrice (I.R.) d'*A. lacustris*, exprimée en nombre de capsules déposées par individu et par semaine et en nombre d'embryons par individu et par semaine.

| I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mars 68 | 114 | 353 | 3,1 | 3,1 | 9,61 | 3+8=11 | 0,6 | 0,16 | 2,0 | 0,5 |
| Avril 69 | 109 | 272 | 2,5 | 2,1 | 5,25 | 3+7=10 | 0,3 | 0,17 | 1,2 | 0,27 |
| Mars 70<br>Avril 70<br>Mai 70 | 70<br>335<br>70 | 282<br>1 474<br>280 | 4,0<br>4,4<br>4,0 | 3,96<br>3,97<br>3,95 | 17,84<br>17,86<br>14,80 | 3+6=9<br>3+3=6<br>3+13=16 | 0,5<br>0,86<br>0,75 | 0,41<br>0,48<br>0,13 | 2,2<br>3,4<br>2,4 | 1,88<br>2,42<br>0,51 |
| Mars 72<br>Avril 72<br>Juin 72 | 15<br>96<br>150 | 46<br>577<br>515 | 3,06<br>6,01<br>3,43 | 3,75<br>4,80<br>3,43 | 11,47<br>28,85<br>11,76 | 3<br>2<br>2 | 1,2<br>2,4<br>1,7 | | 3,82<br>14,42<br>5,88 | |
| Mars 73<br>Mai 73 | 274<br>488 | 973<br>1 922 | 3,55<br>3,9 | 2,74<br>4,42 | 9,73<br>19,22 | 3+3=6<br>3+2=5 | 0,47<br>1,28 | 0,44<br>0,59 | 2,06<br>5,20 | 1,18<br>1,79 |
| Moyenne | | | 3,80 | 3,63 | 14,64 | 7 | 1,00 | 0,21 | 4,28 | 1,22 |

Colonnes I : Mois de dépôt des capsules.

II : Nombre total de capsules déposées.

III : Nombre total d'embryons contenus dans l'ensemble des capsules.

IV : Nombre moyen d'embryons par capsule.

V : Nombre moyen de capsules pondues par individu.

VI : Nombre total moyen d'embryons pondus par individu.

VII : Durée de l'activité reproductrice. On distingue une première période où l'activité reproductrice est intense : pendant 3 semaines et une période suivante où l'activité est plus réduite.

VIII : Intensité reproductrice (I.R.) exprimée en capsules par individu et par semaine, ici au cours des 3 premières semaines d'activité.

IX : I.R. exprimée en capsules par individu et par semaine au cours des semaines suivantes.

X : I.R. exprimée en embryons par individu et par semaine pendant les 3 premières semaines.

XI : I.R. exprimée en embryons par individu et par semaine pendant les semaines suivantes.

# ETUDE DE LA DISCONTINUITE DE LA PONTE OVULAIRE CHEZ *Littorina saxatilis* (Olivi)

par Catherine GUYOMARC'H COUSIN (1)


## RESUME

En étudiant sur plusieurs mois les contenus de poches incubatrices de *Littorina saxatilis* femelles, nous avons observé une corrélation entre la présence des premiers stades de segmentation des ovules fécondés et les variations de la température extérieure. L'hypothèse d'un rythme endogène a été posée.

## SUMMARY

We have observed during several months, the contents of incubation sack in *Littorina saxatilis* females in gestation period. The discontinuous presence of stage I and of the first segmentation stages of fecundated ovules shows a true parallelism with variations of air température. Cooling is synchronous with slackening, and at times, with an interruption of laying ovules. The hypothesis of an endogenous rythm has been considered.


* * * *

## I - INTRODUCTION

*Littorina saxatilis*, Gastéropode Prosobranche gonochorique est vivipare : les œufs, fécondés au sortir du gonoducte par les spermatozoïdes du receptacle séminal se développent dans l'utérus ou poche incubatrice de la femelle.

L'étude du contenu d'une poche incubatrice montre tous les stades de développement des œufs : segmentation spirale, gastrula, véligère et enfin jeune *L. saxatilis*. Mais les premiers stades de segmentation de l'œuf ne sont pas toujours présents. Nous avons cherché à en connaître la cause.

## II - MATERIEL

Tous les deux ou trois jours, de novembre 1971 à mai 1972 nous avons recueilli 6 à 7 femelles gestantes de 6 à 9 mm de longueur et 5 de 12 à 13 mm. Ces prélèvements étaient effectués dans la population de *L. saxatilis* de la Roque-Mignon, près de Luc-sur-mer à un niveau hypsométrique de 3,50 m par rapport au zéro des cartes marines.

De retour au laboratoire, les contenus des poches incubatrices étaient observés. Nous avons relevé les valeurs absolues des différentes étapes du développement embryonnaire suivantes :

- stade 1, 2, 4, 8,
- stade 12 à gastrula,
- larve véligère, sans ou avec coquille dépigmentée,
- larve mobile sortie de la coque de l'œuf.

(1) Laboratoire de Zoologie et Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer, Université de Caen (14).

L'ovule fécondé de **Littorina saxatilis** met environ cinq heures pour atteindre le stade 8 à une température extérieure de 20°C ; 24 heures lui seront nécessaires à 4°C. Donc, il nous a semblé possible, en effectuant les prélèvements tous les deux jours, de compter avec une marge d'erreur négligeable même en hiver, les stades 1, 2, 4 et 8 comme étant issus de la même séquence de ponte ovulaire et de fécondation.

## III - RESULTATS

1) Quand les phénomènes de ponte ovulaire et de fécondation existent, ils portent au maximum sur une quinzaine d'ovules.

2) Pour chaque prélèvement nous avons calculé une moyenne des valeurs absolues des stades 1, 2 , des stades 1, 2, 4, 8. Cette valeur a été reportée pour 10 individus. Ses variations en fonction du temps sont exprimées dans la figure 1.

Les relevés des moyennes journalières de la température de l'air sous abri montrent une grande concordance avec ces résultats obtenus (fig. 1 et 2).

Le fait que, comme les stades 2, 4, 8, les stades I soient absents lors de ces baisses de température fait penser à une action de ce facteur sur la ponte ovulaire. L'action des variations thermiques semble telle que 85 % des pics de fréquence des stades jeunes de segmentation correspondent à des élévations de la température de l'air.

Ce sont les fluctuations qui sont importantes et non un seuil déterminé de température au delà duquel la ponte serait inhibée : par exemple, une température de 7° correspond soit à un ralentissement de la ponte ovulaire quand elle fait suite à un refroidissement (23-24 mars 1972) soit à une augmentation quand elle est issue d'un réchauffement (8-9 mars 1972).

L'action de ces variations thermiques est rapide avec au plus un jour de décalage. La température de l'eau de mer est un facteur important car la population étudiée est immergée deux fois par 24 heures ; mais on peut considérer que ces variations suivent celles de l'air, avec une latence variable suivant l'heure de la basse mer.

Les résultats sont identiques pour les femelles mesurant 6-9 mm comme pour celles de 12-13 mm, d'un an plus âgées. Il ne semble donc pas y avoir de différences entre les générations.

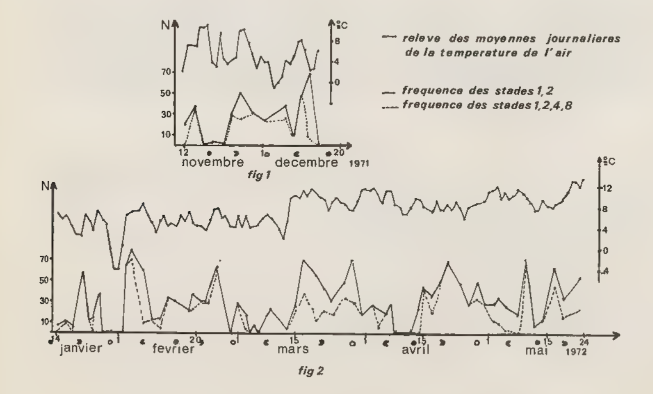



fig 1

fig 2

## IV - DISCUSSION

### 1) FACTEURS ECOLOGIQUES. TEMPERATURE.

L'étude de la pression atmosphérique, de l'insolation et de la nébulosité n'a pas donné de résultats positifs.

Chez les Prosobranches, le type de développement est variable suivant les espèces et en relation avec les conditions écologiques. Il y a décroissance du nombre d'espèces à développement larvaire pélagique de l'Equateur aux Pôles et suivant la profondeur. Elles sont remplacées par des espèces vivipares ou à développement direct (THORSON in MILEIKOVSKY, 1971).

L'action de la température se retrouve chez *Littorina littorea* où la période de reproduction se décale d'été en hiver suivant les stations froides ou tempérées. BERRY (1961) a mis en évidence chez *L. saxatilis* un gradiant de fécondité suivant le niveau de l'estran où elles se trouvent.

### 2) RYTHMES

De nombreux rythmes ont été mis en évidence chez les animaux marins du système littoral :

Chez *Littorina neritoïdes* supralittoral, la femelle libère ses capsules ovigères suivant un rythme de 15 jours correspondant aux marées sizigiales. Ce rythme, conservé en conditions d'emersion continue semble endogène (LYSAGHT, 1941 ; SACCHI et TESTARD, 1971). KORRINGA, (1947) a repertorié plusieurs cas de synchronisation entre le rythme de reproduction d'organismes marins et la séquence des vives et mortes eaux.

Chez d'autres espèces, l'interférence de deux rythmes, l'un diurne (24 h) l'autre tidal (12 h 25) donne naissance à un rythme de 14,8 jours soit semi-lunaire (NAYLOR, 1958 ; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961).

Les résultats obtenus pour la ponte de *L. saxatilis* ne montrent pas de corrélation entre la présence des stades 1 à 8 et la séquence des vives et mortes eaux. De même, un cycle de 14,8 jours n'est pas remarquable.

Néanmoins, plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

- Rythme de 5 jours.

Sans tenir compte de l'effet important de la température on peut observer la succession des différents pics de ponte. L'intervalle le plus souvent rencontré entre deux pics successifs est de cinq jours, et il ne semble pas correspondre à celui des pics de température. Les prélèvements étant effectués tous les deux jours, on ne peut en conclure qu'à un rythme possible de quatre à six jours.

- Cycle de 26 jours.

Le 28 février où la ponte est nulle, correspond à une baisse de température de 4°C. Cette variation précédemment rencontrée le 22 février n'a pas donné lieu à un tel arrêt. On peut donc considérer qu'un autre facteur entre en jeu, comme la fin d'un cycle. La coïncidence des actions de différents agents et rythmes a été souvent décrite (BROWN, MARGUERITE, WEBB, BRETT, 1959). Du 2 au 28 février la ponte aurait duré 26 jours. On retrouve une telle séquence du 13 mars au 8 avril et du 12 avril au 8 mai dont l'arrêt est indépendant de la température. Nous pouvons donc avoir un rythme de ponte de 26 ± 2 jours.

- Durée du développement embryonnaire.

Par cette étude un autre cycle peut être soupçonné : en comparant les pics en valeur absolue des stades jeunes embryonnaires et leur pourcentage par rapport à la totalité de la poche incubatrice. De grands pourcentages de stades jeunes s'observent tous les 22 ± 2 jours alors que d'autres se trouvent gommés par l'abondance des stades en fin de développement (fig. 3). Ceci peut être dû soit à la durée du développement embryonnaire, les œufs de *Littorina obtusata* dont le développement est direct ont une vie embryonnaire de trois semaines (DELSMAN in PELSENEER, 1935) ; soit à une rythmicité de l'émission des formes juvéniles, ce qui reste à démontrer.

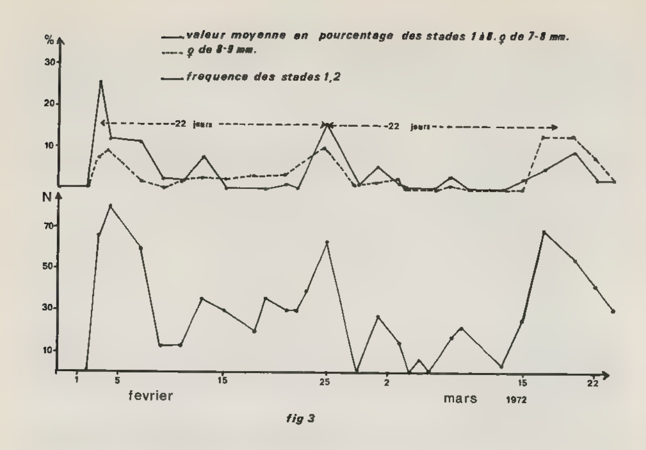



*fig 3*

La culture en milieu stérile du complexe gonade-tractus génital a permis d'observer chez L. saxatilis, des stades I et le début de leur développement (COUSIN, sous-presse). Nous pourrons, par cette méthode, étudier la possibilité d'un rythme endogène.

3) Contrairement à de nombreux mollusques marins, Littorina saxatilis semble eurytherme quant à son cycle sexuel, puisque sa population se reproduit toute l'année. Par contre nous avons montré l'importance de la température sur la ponte ovulaire et la fécondation.

Les mauvaises conditions atmosphériques et plus particulièrement les basses températures sont létales pour de nombreux embryons de mollusques marins à développement pélagique. Les types de développement direct et surtout la viviparité offrent une grande protection contre les variations thermiques (LUTZEN in MILEIKOVSKY, 1971). Chez L. saxatilis les mécanismes modulant la ponte ovulaire en corrélation avec les fluctuations thermiques de l'environnement sont une garantie supplémentaire pour le bon développement des œufs pondus.

## V - CONCLUSION

Chez Littorina saxatilis femelle en période de reproduction, les variations du phénomène de ponte ovulaire semblent nettement liées aux fluctuations thermiques ambiantes. L'hypothèse de plusieurs rythmes a été posée (5 jours, 26 jours, 22 jours).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BERRY A.J., 1961. - Some factors affecting the distribution of **Littorina saxatilis.** - Jour Anim. Ecol., 30, (I), 27-45

BROWN F A.Jr , MARGUERITE H., WEBB.H., BRETT W - Exogenous timing of solar and lunar periodisms in the metabolism of the mud snail **Ilyanassa obsoleta** in laboratory constant conditions. - Gumna. J. Med. Sci., 8, 233-242.

CLOUDSLEY-THOMPSON J M., 1961. - Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. - Acad. Press. London.

KORRINGA P., 1947. - Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. - Ecol. Monograph. 17 (3), 349-381.

LYSAGHT A M., 1941. - The biology and trematodes parasites of the Gastropod **L. neritoïdes** on the Plymouth breakwater. - Jour. Mar. Biol. Ass., 25, 41-80.

MILEIKOVSKY S.A., 1971. - Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution an ecological signifiance : a re-evaluation. - Mar. Biol., 10, (3),: 193-213.

NAYLOR E., 1958. - Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in **Carcinus maenas.** - J. Exptl. Biol., 35-602.

PELSENEER P., 1935. - Essai d'Ethologie zoologique d'après l'étude des mollusques. - Acad. Roy. Bel. Sci. Bruxelles.

SACCHI C.F., TESTARD P., 1971. - Ecologie animale. - Doin, Ed. Paris.




# RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE ET LA SEXUALITE CHEZ *Crepidula fornicata* Phil.

par Pierre LE GALL (1)

## RESUME

Chez **Crepidula fornicata**, le taux de croissance augmente pour les animaux situés vers le bas des chaînes. Cette augmentation se manifeste aussitôt que l'association existe, elle est proportionnelle au nombre d'individus situés au-dessus dans la chaîne. L'association accélère le changement de sexe de l'animal situé à la base, qui devient alors femelle. Le cas des chaînes d'au moins trois individus montre l'existence de trois facteurs. Un facteur d'accélération de la croissance, émis par tous les animaux et dont l'action se produit du haut vers le bas. Un facteur féminisant agissant selon le même schéma. Un facteur de maintien de la masculinité, émis par les femelles et dont l'action se fait sentir de la base vers le sommet. L'équilibre entre ces deux derniers facteurs détermine le sexe de chaque individu indépendamment de la croissance.

## SUMMARY

Among **Crepidula fornicata**, the rate of growth increases for the animals which are down in the chain. This increasement appears as soon as the association exist, and is proportional to the number of individuals below in the chain. The association accelerates the change of sex from male to female for the animal which is at the base of the chain. In the case of chain formed by more than two animals, three factors can be shown. An accelerating factor of growth, produce by each animal and of which action occurs from the top of the base. A feminizing factors acting in the same way. A maintenance factor of masculinity, product by female and of which action occurs from the base to the top. The balance between this two last factors determines the sexe of each animal independently of growth.

* * * *

**Crepidula fornicata** est un mollusque gastéropode hermaphrodite protandre, vivant dans la zone littorale de nos côtes. Les animaux vivent collés sur des substrats variés (roches, galets, coquilles, etc...) et sont très souvent associés en chaînes de plusieurs individus.

LUBET (1971) après des expériences d'ablation et de greffe des ganglions cérébroïdes émet l'hypothèse que ces ganglions auraient une action neuroendocrinienne sur la croissance, celle-ci reprenant après la greffe consécutive à l'ablation qui l'avait stoppée.

---

(1) Laboratoire de Biologie Marine - 14530 LUC-SUR-MER ; Laboratoire de Zoologie - 14000 CAEN.

Voulant approfondir ces expériences afin de préciser les modalités de cette action, j'ai entrepris une étude de la croissance normale afin de définir strictement les conditions d'élevage nécessaires à l'obtention d'animaux bien connus, sur lesquels différents types d'expérimentation pourraient être effectués et dont les résultats pourraient être traités statistiquement.

L'étude des peuplements naturels nous a en effet montré l'extrême complexité de leur composition, rendant toute expérimentation sur ce matériel délicate à interpréter. La croissance des animaux d'une même génération est très différente selon leur position relative dans la population. Des animaux de même taille peuvent être d'âge très différent et inversement. En ce qui concerne le sexe, il ne peut être connu avec certitude qu'en pratiquant une biopsie de la gonade, car il n'existe aucune relation directe entre le sexe et la taille, dans la population naturelle.

GOULD et COE ont travaillé principalement sur **Crepidula plana**, qui forme des chaînes courtes. Les phénomènes sont de ce fait plus simples que pour notre espèce. Ils ont mis en évidence une relation entre le taux de croissance et la sexualité, le taux faible caractérisant les individus en phase mâle, le virage sexuel s'accompagnant d'une augmentation importante du taux de croissance.

Chez **Crepidula fornicata**, j'ai suivi un élevage dans le milieu naturel, constitué au départ par des animaux de quelques millimètres, correspondant à une seule génération.

La croissance générale annuelle se fait avec une accélération naturelle au printemps suivie d'un ralentissement progressif pouvant aboutir à un arrêt hivernal chez certains individus.

Si l'on suit l'évolution de cet élevage, il faut noter que tous les individus de l'année ont une croissance relativement lente jusqu'au printemps suivant. Durant cette période, ils restent isolés et se déplacent beaucoup. Vers le mois de février, apparaît un double phénomène, tout d'abord une tendance très nette à l'établissement des associations en chaînes, d'autre part l'augmentation du taux de croissance printanier. Cette augmentation varie en fonction de la position relative des individus dans les chaînes. Ce dernier phénomène m'a conduit à définir un type de croissance normale, correspondant à celle qui est suivie par le plus grand nombre de catégories d'animaux. Il s'agit de celle des animaux isolés un à un qui est identique à celle des individus ne s'associant pas en chaînes dans les groupes, ainsi que des sommets de toutes les chaînes. Par rapport à ces animaux, ceux associés en chaînes croissent plus rapidement ; c'est ainsi qu'un deuxième groupe peut être mis en évidence, auquel correspondent les bases des chaînes de deux et les intermédiaires des chaînes de trois individus. Leur croissance est environ deux fois plus forte que la normale. Le troisième type de croissance correspond aux bases des chaînes de trois et aux intermédiaires de celles de quatre, elle est environ trois fois la normale.

Il apparaît donc une proportionnalité directe entre le taux de croissance et le nombre d'individus associés, ce qui conduit à envisager l'existence d'un facteur accélérateur de croissance, produit par tous les animaux, dont l'action s'effectue de façon cumulative du haut vers le bas dans les chaînes.

GOULD (1952) a mis en évidence une relation étroite entre le changement de sexe et l'augmentation du taux de croissance, chez **Crepidula plana**. Dans mes observations, j'ai suivi le cycle sexuel des différentes catégories d'animaux en élevage, sans toutefois en faire l'étude approfondie. J'ai suivi l'évolution du tractus génital externe, et pour la gonade, j'ai surtout observé son allure sur le vivant, son aspect et sa coloration donnant une idée assez précise de son état, qui a été confirmé par quelques coupes.

Le tractus génital externe de type mâle s'établit très rapidement chez tous les animaux, se développe et subsiste même chez des individus devenus indiscutablement femelles, puisque porteurs de ponte. Le pénis sur les femelles subit une légère régression à certains moments, en particulier après la période de ponte, sans toutefois disparaître. Cette persistance montre bien l'indépendance qui existe entre le tractus génital externe et la gonade.

Le cycle sexuel général, dans la zone où notre élevage est situé, se déroule très simplement, avec une période de repos durant l'été, le départ et le déroulement de la gamétogénèse dès la fin de l'année et une période de ponte entre mars et juin, durant laquelle les femelles peuvent pondre au moins deux fois.

Les animaux isolés un à un, ainsi que ceux qui restent isolés dans les groupes, demeurent mâle toute l'année qui suit celle de leur naissance. Au second printemps, la gonade prend le caractère femelle, sans qu'il n'y ait de ponte. La croissance s'accélère alors beaucoup. Le premier cycle est donc de type mâle, le second de type femelle. Ce développement sexuel sera celui que je considère comme normal, puisque les animaux qui le suivent ne sont soumis à aucune influence de la part du reste de la population.

Lorsqu'au premier printemps il y a eu association dans notre élevage, tous les animaux avaient alors des caractères mâles indiscutables.

Dans les chaînes de deux, l'individu de base a une croissance qui s'accélère brutalement, à partir de l'instant de l'association. Sa gonade change de caractères et devient rapidement de type femelle, mais n'est fonctionnelle que dans de rares cas où la ponte a pu être observée. Généralement, l'évolution n'a pas le temps de se faire complètement avant la fin de la période de ponte. Au printemps suivant toutes ces bases vont pondre normalement une ou plusieurs fois. L'individu qui est au sommet par contre reste mâle sur ces deux cycles et le restera toute sa vie si d'autres animaux ne viennent pas se fixer sur lui. Il y a donc une interaction entre ces deux animaux ; l'association accélère d'une part le développement dans le sens femelle pour l'individu base en supprimant la phase mâle normale, et d'autre part maintient l'individu sommet en phase mâle.

Dans les chaînes de trois, l'évolution est identique au cas précédent en ce qui concerne la base et le sommet. L'individu intermédiaire se comporte sexuellement comme un sommet, c'est-à-dire qu'il est maintenu en phase mâle, au moins sur ces deux cycles. Il semble donc que dans le système de balance entre les facteurs d'accélération de la féminisation et de maintien de la masculinité, ce dernier soit le plus fort.

Dans l'élevage, comme dans la nature, les chaînes établies ne sont pas entièrement stables et nous trouvons des chaînes de trois individus où l'intermédiaire est femelle, ce qui est contraire aux faits exposés ci-dessus. Ces chaînes sont en réalité des chaînes remaniées ou une chaîne de deux est venue se replacer sur une base de chaîne ayant perdu les animaux supérieurs. Ceci montre une des difficultés rencontrées dans l'interprétation des situations trouvées dans les peuplements naturels, où le passé de chaque individu ne peut être connu. Cependant, ce phénomène est intéressant car il montre bien que, au moins en ce qui concerne le cycle sexuel, un individu femelle ne revient pas à l'état mâle. Il semble donc que le facteur maintenant l'état mâle n'est pas un facteur de masculinisation capable de faire revenir une gonade femelle en phase mâle.

De l'examen de ces différents cas nous pouvons donc démontrer l'existence d'un certain nombre de facteurs agissant sur la croissance et la sexualité :

1) Un facteur favorisant la croissance (Fc). Il serait émis par tous les individus ; son action cumulative se manifesterait du sommet vers la base des chaînes.

2) Un facteur féminisant (Ff), accélérant l'évolution de la gonade vers la phase femelle. Il serait émis par tous les animaux, son action se manifesterait du sommet vers la base, et serait cumulative.

3) Un facteur de maintien de la phase mâle (Fm) dont seules les femelles seraient responsables et dont l'action se manifesterait de la base vers le sommet des chaînes.

En examinant les chaînes de trois individus, nous constatons que le facteur de féminisation possède une action moins forte que le facteur de maintien de la phase mâle. Ce cas est encore plus net lorsque l'on envisage des chaînes de quatre ou cinq individus.

Ce schéma des facteurs et actions permet d'expliquer les diverses possibilités rencontrées dans les associations des peuplements naturels, mais il ne présage en rien de la nature des mécanismes réels d'action qui sont actuellement en cours d'étude.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


COE W.R., 1953. - Influences of association, isolation and nutrition on the sexuality of snails of the genus **Crepidula**. - **Journ. Exp. Zool.,** 122 : 5-19.

GOULD H.N., 1952. - Studies on sex in the hermaphrodite mollusk **Crepidula plana**. - **Journ. Exp. Zool.,** 119 . 93-163.

LUBET P., 1971. - Influence des ganglions cérébroïdes sur la croissance de **Crepidula fornicata** Phil (Mollusque mésogastéropode). - **C. R. Acad. Sc. Paris,** D, 273 : 2309-2311.

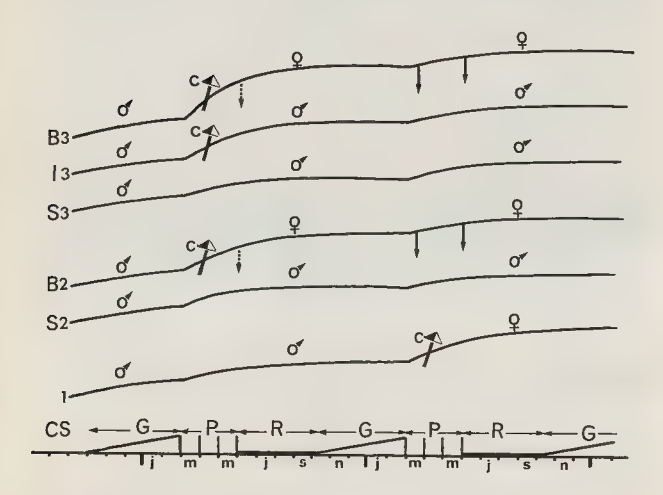




Fig. 1 - Relations entre la croissance et le sexe de Crepidula fornicata.
Légendes : I : animaux isolés ; S2 et B2 : sommets et bases des chaînes de deux ; S3, I3 et B3 : sommets, intermédiaires et bases des chaînes de trois ; CS : cycle sexuel ; G : gamétogénèse ; P . période de ponte ; R : repos ; ♂ : phase mâle ; ♀ : phase femelle ; ↓ : ponte ; C : accroissement du taux de croissance.

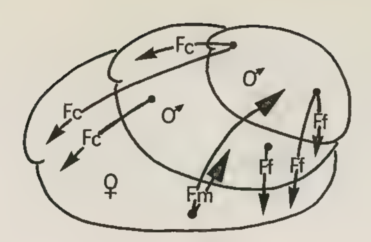



Fig. 2 - Schéma d'ensemble des divers facteurs agissant sur la croissance et la sexualité.
Légendes : Fc : facteur de croissance ; Ff : facteur féminisant ; Fm : facteur de maintien de la phase mâle ; ♂ : animal mâle ; ♀ : animal femelle.

# PREMIERES DONNEES SUR L'EUPHALLIE CHEZ FERRISSIA WAUTIERI

par Jacques WAUTIER et Janine TACHET (1)

## RESUME

*Ferrissia wautieri* (Ancylidae) se reproduit individuellement par autofécondation.

Des individus euphalliques et des individus aphalliques coexistent aussi bien dans la forme ancyloïde que dans la forme post-septifère.

Dans une population naturelle, le taux d'euphallie s'est révélé faible et stable sur une période de 10 ans (4 %).

Au laboratoire, par sélection, ce taux a atteint des valeurs élevées (60 à 80 %).

L'étude de l'appareil reproducteur (ovotestis et organe copulateur) est ébauchée.

## SUMMARY

Preliminary data on euphally in *Ferrissia wautieri*.

Solitary individuals of the freshwater limpet *Ferrissia wautieri* reproduce by self-fertilisation. Euphallic and aphallic individuals coexist both in the ancyloid and the post-septifer stages. Observations during 10 years in a natural habitat indicate that the proportion of euphallic individuals is low and stable (4 %). Under laboratory conditions, high percentages were obtained by selection. Values of 60 to 80 % were often reached. The study of the euphallic reproductive system (ovotestis and copulatory organ) is outlined.

* * * *

## INTRODUCTION

Dans des publications antérieures (WAUTIER et coll., 1962, 1966 ; WAUTIER, 1971) nous avons montré que le cycle biologique de *Ferrissia wautieri* se déroulait selon deux voies possibles (fig. 1), la reproduction étant le fait d'individus de la forme ancyloïde ou bien, après passage par une forme septifère, d'individus de la forme post-septifère.

(1) Département de Biologie animale et Zoologie, Université de Lyon Claude-Bernard - 43, Bd du 11 Novembre 1918, F 69621 - VILLEURBANNE.

Chez l'une et l'autre forme existe un dimorphisme génital portant sur l'appareil copulateur. Nous avions déjà souligné l'importance de l'aphallie dans la population naturelle de Montarcis (WAUTIER et coll., 1966) où, sur une centaine d'individus débités en coupes sériées, trois seulement, deux ancyloïdes et un post-septifère, présentaient un organe copulateur.

L'intérêt de l'existence d'une aphallie, mécanisme déjà étudié par de LARAMBERGUE (1939) chez *Bulinus contortus* et mentionné par HUBENDICK (1964) chez certaines *Ferrissia*, à un taux particulièrement élevé entraînant comme mode de reproduction largement préférentiel l'autofécondation, nous a amenés à reprendre l'étude de la population de Montarcis, huit à dix ans après les premières observations, pour voir s'il y avait eu une évolution du taux de l'euphallie.

Nous avons, de plus, essayé, avec un certain succès, d'augmenter par sélection la fréquence de l'euphallie dans nos élevages.

Disposant d'un nombre plus important de sujets euphalliques, une étude anatomo-histologique a pu être commencée.

## MATERIEL ET METHODES

### 1) MATERIEL BIOLOGIQUE

Le travail est réalisé sur des ancyloïdes de *Ferrissia wautieri* (Mirolli) récoltés à diverses saisons dans la mare de Montarcis (Commune de Taluyers, Rhône) et sur des sujets maintenus en élevage au laboratoire dans des conditions estivales de température et de photopériode (25°C, 16 h de jour et 8 h de nuit).

### 2) IDENTIFICATION DES EUPHALLIQUES

Comme dans le travail précédent une partie des animaux est fixée au Bouin alcoolique. Ce matériel est inclu à la paraffine, débité en coupes sériées (5 µ) et coloré au trichromique de Masson.

Mais la technique histologique présente ici un inconvénient majeur : les animaux sont sacrifiés ce qui exclut toute étude biologique ou écologique ultérieure.

L'observation de deux accouplements dans les élevages, le 24 octobre 1972, a permis de résoudre cette difficulté en montrant qu'il était possible d'identifier sur le vivant les individus euphalliques. L'animal étant placé sur le dos sous la loupe binoculaire, il faut l'amener à recourber la tête vers la droite, ce qui permet de découvrir la région située sur la partie gauche du bulbe buccal et à l'arrière du tentacule gauche. On observe alors très bien l'organe copulateur, par transparence à travers les téguments, et l'orifice mâle situé derrière le tentacule gauche.

### 3) ACCROISSEMENT DU TAUX D'EUPHALLIE PAR SELECTION

Nous sommes partis de 20 individus nés de l'un des couples d'adultes euphalliques dont l'accouplement avait été observé le 24 octobre 1972. Sur ces 20 individus, élevés isolément, 10 se révélèrent euphalliques et 10 aphalliques. A partir de cette génération parentale, ont été élevés, toujours individuellement, les membres des générations successives. Pour chaque génération, quatre séries d'une vingtaine d'individus ont été suivies. Le parent de chacune de ces séries était prélevé dans la série de la génération précédente ayant donné le pourcentage d'euphalliques le plus important, et dans cette série étaient isolés deux géniteurs euphalliques et deux géniteurs aphalliques.

## RESULTATS

### 1) EVOLUTION DE LA POPULATION DE MONTARCIS

Le taux d'euphallie constaté à Montarcis précédemment était de 3 %.

La méthode des coupes sériées a été utilisée pour 60 ancyloïdes récoltés de décembre 1969 à septembre 1971. Parmi ceux-ci, 6, soit 10 %, étaient euphalliques ; récoltés en août et septembre 1971, ils appartenaient à une génération estivale.

Les animaux récoltés de septembre à novembre 1972 ont été examinés vivants. Sur 150 individus, 3 étaient euphalliques.

Ainsi, sur 210 animaux examinés au total, 9 étaient euphalliques, soit 4,3 %.

Le taux d'euphallie dans la population de Montarcis ne semble pas avoir augmenté de façon significative sur une période de 8 à 10 ans.

### 2) ACCROISSEMENT DU TAUX D'EUPHALLIE PAR SELECTION

La figure 2 résume la descendance obtenue depuis octobre 1972 jusqu'en juin 1973 (génération F5), avec parent euphallique ou aphallique isolé, en suivant la méthode indiquée plus haut.

Les premières conclusions qui peuvent être dégagées de cette étude sont les suivantes :

- Les exemplaires de F. *wautieri* élevés individuellement au laboratoire se reproduisent sans difficulté, qu'il s'agisse d'euphalliques ou d'aphalliques.

- Dans des conditions estivales, favorables à la reproduction, on observe dans les élevages, de façon régulière, un pourcentage d'euphallie largement supérieur à celui qui existe dans la mare de Montarcis.

- Les sujets euphalliques et les sujets aphalliques donnent un nombre de jeunes tout à fait comparable. L'autofécondation est le mode essentiel de reproduction dans cette espèce.

- Tout individu euphallique isolé engendre un mélange d'euphalliques et d'aphalliques ; tout individu aphallique isolé engendre un mélange d'euphalliques et d'aphalliques, sans qu'il ait pu encore être établi si un parent euphallique donnait une proportion de descendants euphalliques plus importante qu'un parent aphallique.

- D'une génération à l'autre on observe des oscillations dans la proportion des individus euphalliques et aphalliques. Mais il paraît bien y avoir une progression du pourcentage des euphalliques qui, à la génération F5 (juin 1973), atteint dans 3 séries sur 4 les valeurs les plus élevées obtenues depuis le début de l'étude (59, 74 et 82 %).

### 3) PREMIERES DONNEES ANATOMO-HISTOLOGIQUES

L'étude de l'appareil reproducteur des euphalliques est à peine ébauchée. Le nombre des sujets euphalliques maintenant obtenus va permettre de la poursuivre. Nous ne donnons ici que quelques indications concernant l'ovotestis et l'organe copulateur.

#### Ovotestis

A la dissection la gonade apparaît un peu différente de celle de l'animal aphallique. Chez ce dernier elle est en forme de coupole, petite, mesurant de 450 à 500 μ de diamètre pour un individu de 3,5 mm (WAUTIER et coll., 1966).

Chez les euphalliques elle est un peu plus volumineuse et d'aspect piriforme.

Cette différence d'aspect est confirmée par l'étude histologique.

Chez les aphalliques, 5 à 7 *acini* courts confluent dans une lumière centrale à laquelle fait suite celle du canal hermaphrodite. Le fond des *acini* est tapissé par les ovocytes. Dans la lumière ou bien fixés sur l'enveloppe gliale des ovocytes se trouvent des éléments mâles aux différents stades de maturation.

Dans la gonade des euphalliques, plutôt plus volumineuse, les ovocytes sont beaucoup moins nombreux et tassés au fond des *acini*. La lumière de la glande et le début du canal hermaphrodite sont ici bourrés d'éléments mâles.

**Organe copulateur**

Il est volumineux et se présente comme un tube large de 70 à 120 µ, arqué au-dessus du bulbe buccal. Il est assez facile à isoler par dissection et on peut, en partie, en détacher le canal déférent.

L'examen des premières coupes histologiques confirme dans leur ensemble les observations antérieures réalisées sur trois individus seulement (WAUTIER et coll., 1966). Cependant les animaux actuellement étudiés présentent une gaine péniale fortement invaginée dans le prépuce, avec des parois très épaisses et contractées en des renflements importants. Dans l'ensemble, l'organe copulateur se révèle plus volumineux que dans les observations antérieures.

Il faut se souvenir que les trois exemplaires décrits en 1966 avaient été récoltés en hiver, alors que les coupes que nous examinons actuellement sont celles d'animaux récoltés sur le terrain en été ou élevés au laboratoire dans des conditions estivales, donc en période de reproduction.

Chez ces mêmes animaux d'été, l'organe copulateur est visible par transparence dès la maturité génitale un peu avant la première ponte. De la maturité génitale à la mort de l'animal, le caractère euphallique demeure constant : on ne constate ni disparition, ni régression de l'organe copulateur.

## CONCLUSION

Les résultats présentés ici sur l'euphallie chez **Ferrissia wautieri** doivent être considérés comme des données préliminaires, notre étude portant sur une période encore trop courte et sur un nombre d'individus encore trop faible.

Bien que le taux d'euphallie se maintienne toujours aussi bas dans la population naturelle de Montarcis, la possibilité d'identifier maintenant les euphalliques à l'état vivant et les résultats encourageants des essais de sélection nous incitent à penser que nous pourrons disposer du matériel nécessaire.

Il importe en effet de pouvoir comparer l'évolution constatée chez les animaux d'été avec celle que présenteraient des animaux récoltés en hiver et élevés dans des conditions hivernales de photopériode et de température.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


HUBENDICK (B.), 1964 - Studies on Ancylidae. The subgroups - **Göteborgs K. Vet. Vitterh. Samh. Handl.**, 9 (B) : 1-72.

LARAMBERGUE (M. de), 1939 - Etude de l'autofécondation chez les Gastéropodes pulmonés. Recherches sur l'aphallie et la fécondation chez **Bulinus (Isidora) contortus** Michaud - **Bull. Biol. Fr. et Belg.**, 73 : 19-231

WAUTIER (J.), 1971. - Cycle biologique de **Ferrissia wautieri** (Basommatophore). - **Haliotis** 1, p. 229-230

WAUTIER (J.), PAVANS DE CECCATY (M.), RICHARDOT (M.), BUISSON (B.) et HERNANDEZ (M.L.), 1962. - Les étapes de la croissance chez **Gundlachia sp.** (Mollusque, Ancylidae). - **Bull. mens. Soc. Linn. Lyon**, **31**, 70-73.

WAUTIER (J.), HERNANDEZ (M.L.) et RICHARDOT (M.), 1966 - Anatomie, histologie et cycle vital de **Gundlachia wautieri** (Mirolli) (Mollusque Basommatophore). - **Ann. Sc. Nat. Zool.**, 12, VIII, p. 495-566.

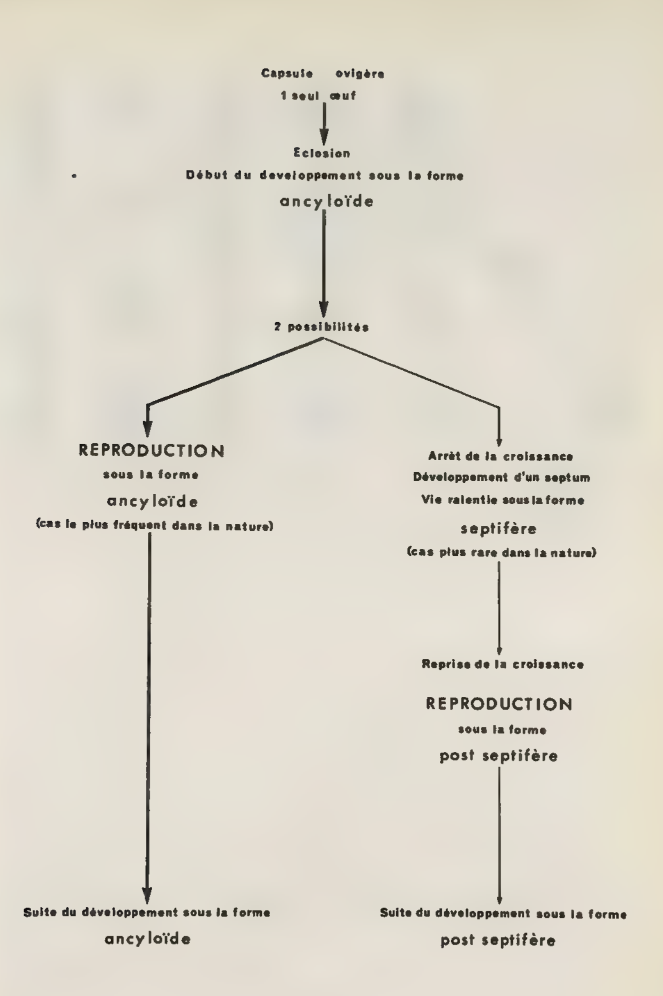



Fig. 1 - Cycle biologique de Ferrissia wautieri

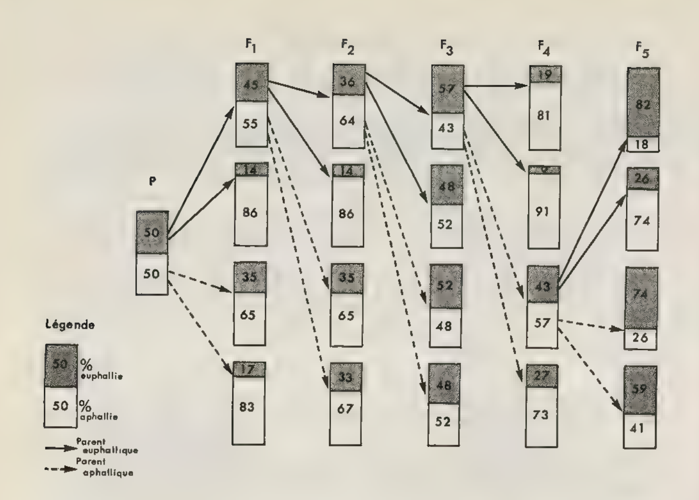



Fig. 2 - Accroissement du taux d'euphallie par sélection.

## TRAVAIL ET THERMOGENESE DU CŒUR DE L'ESCARGOT (*Helix pomatia* L.) EVALUATION DU RENDEMENT CARDIAQUE

par J.P. HEROLD et G. CUDEY (1)


### RESUME

La mesure du débit cardiaque permet d'évaluer le travail de l'organe isolé perfusé par une solution physiologique.

Une méthode microcalorimétrique différentielle apporte une estimation de la puissance totale développée dans des conditions similaires. On établit le rapport d'efficience $\alpha = \frac{T}{\Sigma(-\Delta H)}$ qui représente le rendement cardiaque. Selon les conditions expérimentales $\alpha$ varie de 0,06 à 0,26.



### SUMMARY

Measurments of hydrodynamic work is performed in the isolated heart perfused with physiological saline.

Differential microcalorimetry determinations of total energy would represent $\Sigma(-\Delta H)$ where H = enthalpy.

Work-heat production relationship is the myocardial efficiency $\alpha = \frac{T}{\Sigma(-\Delta H)}$, it is of the order of 0,06 - 0,26.


* * * *

Depuis les travaux de HILL les processus thermiques qui accompagnent l'activité de la fibre squelettique sont connus. Cependant, la technique des couples thermoélectriques linéaires ne peut s'appliquer au cas du cœur qui se contracte dans les trois dimensions de l'espace, et ceci même pour un organe aussi simple que le cœur de l'Escargot, formé d'une oreillette et d'un ventricule.

Les techniques microcalorimétriques développées par CALVET et PRAT permettent par contre une bonne intégration du flux thermique d'organes isolés, ainsi que l'ont montré BOIVINET et RYBAK sur le cœur de Grenouille. Dans le cas du cœur d'un Invertébré, l'Escargot, nous avons obtenu une bonne reproductibilité des thermogrammes en utilisant deux cellules du microcalorimètre placées en opposition, tout en maintenant une oxygénation constante pour assurer la survie des organes. Le problème qui se pose alors est d'établir la corrélation probable entre l'activité mécanique du cœur (son travail) et la thermogénèse qui intègre la totalité des dépenses énergétiques du myocarde.

(1) Laboratoire de Physiologie animale et de Chimie physique, Faculté des Sciences et des Techniques - 25030 BESANCON CEDEX.

## TECHNIQUE

Le travail mécanique du cœur est calculé à partir des mesures du débit de liquide physiologique qui perfuse l'organe. (Ringer type hémolymphe : NaCl = 4,27 ; KCl = 0,3 ; CaCl2 = 1,2 g/l). Le cœur est monté sur canule de Straub dont l'extrémité est reliée à un système volumétrique à pression constante. Le volume de chaque ondée systolique se traduit par le déplacement d'un index liquide dans un tube semi-capillaire gradué. Connaissant la fréquence cardiaque et le volume perfusé en fonction du temps, il est facile de calculer le débit. On dispose d'une variable que l'on modifie expérimentalement : la pression du liquide dans la canule, exprimée en centimètres d'eau, qui permet d'imposer au cœur des conditions d'activité stables et connues. La puissance mécanique s'exprime alors en watts :

$$W = \mu \,.\, g \,.\, h \,.\, \frac{\Delta v}{t}$$

Pour rester dans des conditions physiologiques, la pression d'eau dans le ventricule ne doit varier qu'entre des limites étroites. En passant de 2 à 8 cm $H_2O$, la fréquence des systoles augmente de 50 %.

Le débit thermique des cœurs en activité à 25°C est mesuré au microcalorimètre de CALVET par une méthode différentielle mise au point pour répondre aux impératifs biologiques ; la technique de mesure utilisée impose une attente de trente minutes pour être certain que l'enregistrement corresponde bien au flux résultant de la thermogénèse des cœurs. Pendant ce temps, le matériel vivant consomme l'oxygène du liquide physiologique et risque d'être en anoxie. Il est donc nécessaire d'assurer l'oxygénation du milieu par un débit régulier d'air qui maintient la $pO_2$ à une valeur constante de 140 torr. Or la détente du gaz ou la vaporisation du liquide entraîne un effet parasite qui ne peut être éliminé qu'en utilisant deux cellules en opposition, ne différant donc que par la présence des cœurs.

Un cadre métallique supporte dix cœurs tendus, fonctionnant de façon isométrique, la tension étant réglée à volonté entre 150 et 650 mg.

La totalité de la puissance développée, en régime permanent, correspond à la déviation $\Delta$ du galvanomètre ; selon la formule de TIAN elle s'exprime en watts :

$$W = \frac{P}{E}\,\Delta$$

La ligne de base, ou zéro expérimental, est obtenue en fin d'expérience par injection d'une solution de formol qui fixe les cœurs.

## RESULTATS

L'activité contractile du cœur, son travail mécanique contre une pression qu'on lui impose, ne représente qu'une partie de l'énergie totale mise en jeu par le myocarde.

D'autres aspects énergétiques sont liés au maintien du gradient ionique, aux échanges métaboliques, tels les phosphorylations, les décarboxylations, les désaminations, les phénomènes de synthèse, etc... L'intérêt du microcalorimètre est de mesurer la résultante de tous ces processus sans tenir compte des métabolismes intermédiaires. Donc à un instant t, la déviation du galvanomètre enregistreur représente la totalité de l'énergie développée par le système, soit $\Sigma\,(-\Delta H)$ où H est l'enthalpie.

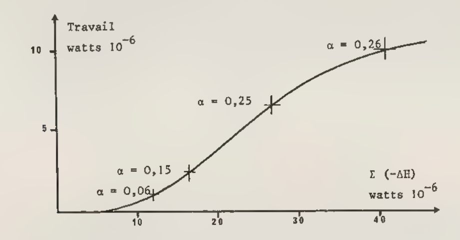
Il est alors possible de comparer à la puissance totale, les valeurs de puissance obtenues par mesure du travail mécanique, ce rapport représente le rendement du système biologique. Avec GIBBS, MOMMAERTS et RICCHIUTI, on adoptera le terme de rapport d'efficience soit $\alpha = T/\Sigma\,(-\Delta H)$ où T représente le travail.

Le cœur isolé de l'escargot soumis à des conditions d'activité croissantes donne les valeurs représentées dans le tableau suivant :

| Pressions d'$H_2O$ ou tensions | Travail en watt $10^{-6}$ | Puissance totale en watt $10^{-6}$ | $\alpha \frac{T}{\Sigma(-\Delta H)}$ |
|---|---|---|---|
| 2 cm $H_2O$ 150 mg | 0,86 $\pm$ 0,1 | 12,76 $\pm$ 0,57 | 0,06 |
| 4 cm $H_2O$ 300 mg | 2,6 $\pm$ 0,4 | 17,40 $\pm$ 0,71 | 0,15 |
| 6 cm $H_2O$ 500 mg | 6,7 $\pm$ 0,7 | 26,48 $\pm$ 1,88 | 0,25 |
| 8 cm $H_2O$ 650 mg | 10,9 $\pm$ 0,9 | 41,71 $\pm$ 3,07 | 0,26 |

DISCUSSION

Dans le cas du cœur isolé placé au contact d'une solution physiologique minérale, le rapport d'efficience passe de 0,06 à 0,26 lorsqu'augmente l'état d'activité du myocarde. Il apparaît que pour un régime maximum $\alpha$ ne puisse dépasser de beaucoup 0,25, la représentation graphique de $T = f . \Sigma (-\Delta H)$ est une courbe sigmoïde dont la zone supérieure aplatie traduit un régime en palier. Inversement, un cœur non tendu ou non perfusé ne se contracte pas, donc ne produit aucun travail mécanique, dans ces conditions $\Sigma (-\Delta H)$ est voisin de $5,8.10^{-6}$ watts, puissance qui correspond à l'entretien du métabolisme de repos de l'organe en survie.




Cependant si la précision des résultats de chaque type de mesure est satisfaisante, l'expression de $\alpha$ reste approchée, puisque les conditions expérimentales diffèrent sensiblement. En effet un examen critique montre que :

- la mesure du travail mécanique se fait sur des cœurs perfusés par un liquide physiologique à des pressions variables ;

- la mesure de la puissance totale est réalisée sur des cœurs soumis à des tensions variables.

La correspondance pressions-tensions doit être préalablement ajustée à partir d'une corrélation connue entre la fréquence des systoles d'une part et la pression ou la tension d'autre part. Par exemple une pression de 2 cm $H_2O$ ou une tension de 150 mg imposent au cœur une fréquence de 25 systoles/mn, alors qu'à 8 cm $H_2O$ ou 650 mg, la fréquence est de 55 systoles/mn. La comparaison des résultats est alors possible mais ne fournit que l'expression d'un rendement approché.

Les résultats sont à rapprocher de ceux obtenus chez les Vertébrés par BING et MICHAL sur le cœur de Rat où $\alpha$ = 0,20 à 0,25 et par REISSMAN et VAN CITTERS sur le même matériel où $\alpha$ = 0,07 à 0,30 selon la fréquence des contractions.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HILL A.V., 1964. - The effect of load on the heat of shortening of the muscle. - **Proc. R. Soc.**, B, 109, 267-303.

CALVET E., PRAT H., 1963. - Recent progress in microcalorimetry. - Pergamon press London.

BOIVINET P., LANGRIS MEUNIER M., RYBAK B , 1971. - Microcalorimétrie cardiaque. Journées de Calorimétrie, 16, 1-7.

RYBAK B., BOIVINET P. et MEUNIER M., 1969 - Microcalorimétrie du cœur de Grenouille en cours d'activité catalasique. - **J. de Physiol.**, 61, suppl. 2, 393.

HEROLD J.P., CUDEY G., 1972 Approche de l'énergétique cardiaque d'un Mollusque par la microcalorimétrie. - **C. R. Soc. Biol.**, 166, n° 4-5, 561-564.

GIBBS C L., MOMMAERTS W.F.H.M., RICCHIUTI N.V , 1967. - Energetics of cardiac contractions - **J. Physiol.**, 191, 25-46.

BING R.J., MICHAL G., 1959. - Myocardial efficience. - **Ann. N. Y. Acad. Sci.**, 72, 555-558.

REISSMAN K.R., VAN CITTERS R.L , 1959. - Oxygen consumption and mechanical efficiency of the hypothermic heart. - **J. appl. Physiol.**, 9, 427-430.

# CROISSANCE DE PECTEN MAXIMUS EN RADE DE BREST DANS LES CONDITIONS NATURELLES ET EN VIVIER

par Albert LUCAS (1)


## RESUME

L'expérience porte sur 75 exemplaires de 6 mois capturés en rade de Brest et élevés en viviers flottants pendant 3 ans. Le taux de croissance des individus d'expérience est comparée à celui d'une population naturelle de même âge, vivant également en rade de Brest.

On constate qu'après un arrêt de croissance dû au transfert, les jeunes pectens ont un taux annuel de croissance sensiblement normal la première année. Par contre les années suivantes le taux de croissance est très faible et ressemble à celui des coquilles "boudeuses".

Cette expérience nous semble riche d'enseignement pour les élevages futurs et nous suggère l'hypothèse suivante : les jeunes pectens seraient moins exigeants écologiquement que les individus âgés. Ceci nous laisse présumer que l'élevage des jeunes devrait être satisfaisant dans des bacs côtiers ou en culture suspendue, tandis que pour les individus plus âgés il faudra vraisemblablement se rapprocher des conditions naturelles, en opérant par exemple dans des parcs en eau profonde.



## SUMMARY

GROWTH OF PECTEN MAXIMI IN BREST ROADSTEAD,
UNDER NATURAL CONDITIONS AND INSIDE RAFTS

The experiment involves 6 month old 74 scallops, taken from the Rade de Brest and reared in floating rafts for 3 years. The rate of growth of the experimental scallops is compared with that of a natural population of the same age living in the Rade de Brest.

After a lack of growth due to the transfer, the rate of growth of the young scallops was normal during the first year. On the contrary during the following two years, the rate was very low.

For us this esperiment is a good lesson for future pectiniculture and implies the following hypothesis : young scallops would be ecologically less sensitive than older samples. Thus we may expect that the rearing of young scallops should be satisfactory either in outdoor coastal tanks or in hanging baskets, whereas for older specimens, we shall probably have to come back nearer to natural conditions, by operating for instance in deep-water beds.


* * * *

(1) Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29283 BREST CEDEX.

Les coquilles Saint-Jacques, **Pecten maximus**, ont fait l'objet de maintes mesures de croissance en raison de leur intérêt économique et de leurs stries bien apparentes. Cependant ces études n'ont eu lieu, le plus souvent, que sur des coquilles adultes et il en résulte que les modalités de croissance des premiers mois sont mal connues.

Cette remarque générale est valable en rade de Brest, où d'autres faits compliquent le problème. D'une part, la ponte a lieu en juin-juillet et septembre-octobre. D'autre part, les prélèvements par dragage et plongée, ne permettent que rarement de récolter des coquilles de premières années.

Il est donc nécessaire, avant de décrire les résultats de la croissance en vivier, d'établir les caractéristiques de la croissance naturelle, afin d'avoir un modèle de référence.

## CROISSANCE DANS LES CONDITIONS NATURELLES

### REMARQUES PRELIMINAIRES :

Il n'est pas question de prendre comme référence des croissances observées en d'autres lieux que la rade de Brest, où ont été réalisés nos élevages. Mais il ne faudrait pas croire que la croissance y est uniforme d'année en année. Bien au contraire, on constate que les variations annuelles sont très sensibles. Ainsi, L. FAURE (1956) a montré que pour des individus de 2ème année "la croissance en 1952 a été en moyenne de 44 mm (pour 230 individus), alors qu'elle n'a été que de 35 mm (pour 204 individus), soit une différence de près d'un centimètre".

Nous établirons donc la croissance d'individus nés en 1966, comme ceux de nos élevages. Cependant, malgré toutes ces précautions nous ne pourrons accorder qu'une valeur relative à notre courbe de référence, car dans les populations de Pecten il y a, comme chez tous les Bivalves, de fortes variations individuelles.

### LES RESULTATS :

Toutes les mesures correspondent à la dimension dorso-ventrale. (Précisons que, commercialement, c'est la taille maximale, c'est-à-dire l'antéro-postérieure qui est utilisée).

Les mesures ont été effectuées sur un lot de 87 individus capturés en décembre 1969 à l'âge de 3 ans 1/2. Nous avons mesuré les stries d'arrêt de croissance qui se forment en hiver, indiquant les âges de 6 mois à 3 ans 1/2. Les résultats se trouvent dans le tableau 1 et sont illustrés par la figure 1.

## CROISSANCE EN VIVIER FLOTTANT

Le vivier flottant expérimental était situé au port de commerce de Brest. Les mollusques y vivaient sous une couche d'eau de 0,75 à 1 m, dans des cages grillagées en plastique de 1 cm de maille. Les 75 exemplaires d'expérience avaient été récoltés en plongée en novembre 1966, et gardés en aquarium à circuit fermé sans nourriture pendant 3 semaines avant leur transfert.

### RESULTATS DE LA PREMIERE ANNEE D'ELEVAGE :

Sur 75 exemplaires de 6 mois mis en vivier en décembre 1966, il n'en est mort que 3 la première année. Les examens réguliers de cet élevage ont permis de dresser le tableau 2. On constate :

1) que les jeunes exemplaires placés en vivier flottant, ont eu un taux de croissance annuel sensiblement inférieur à celui qui peut être observé dans la nature (23,1 mm contre 35,3 mm) ;

2) que, d'après les contrôles mensuels de la taille, la croissance a été nulle jusqu'en avril : ce fait s'est traduit par la présence de fortes stries d'arrêt de croissance sur les coquilles elles-mêmes. Seul le choc créé par les difficultés du transfert peut expliquer ce phénomène ;

3) que cette croissance a été plus faible pendant les mois de printemps (7,9 mm), que pendant ceux de l'été (15,2 mm). Il convient de signaler que ces exemplaires de 1 an ont tous eu une glande génitale fonctionnelle, bien que peu volumineuse.

RESULTATS DES TROIS ANNEES D'ELEVAGE :

Les pertes naturelles et accidentelles s'élevèrent à 11 individus en 1968 et 39 en 1969. Il ne restait donc que 22 exemplaires à la fin de l'élevage (décembre 1969) (tableau 3, figure 1).

On constate que la croissance annuelle des 2e et 3e année d'expérience est extrêmement faible et qu'elle est très inférieure à celle qui a normalement lieu dans la nature : nous avons ce que l'on appelle des coquilles "boudeuses". En outre nous pensons que si la croissance moyenne de 3e année a été supérieure à celle de 2e année, cela n'est dû qu'à une cause fortuite : le prolongement de la période de croissance en relation avec l'exceptionnel beau temps du mois d'octobre 1969 qui a provoqué des températures relativement élevées de l'eau de mer (16,4°C le 3 octobre et 15,2°C le 3 novembre au port de Brest).

CONCLUSION :

Des coquilles Saint-Jacques de 6 mois élevées en vivier ont eu, après un arrêt de croissance dû au transfert, un taux annuel de croissance sensiblement normal la première année, mais très faible les années suivantes. Cette expérience nous semble riche d'enseignement pour les élevages futurs et nous suggère l'hypothèse suivante : les jeunes Pectens seraient moins exigeants écologiquement que les individus âgés. Ceci nous laisse présumer que l'élevage des jeunes devrait réussir dans des conditions inhabituelles pour l'espèce, mais d'intérêt pratique, telles que : bacs côtiers ou cultures suspendues, tandis que pour les individus plus âgés il faudra vraisemblablement se rapprocher des conditions naturelles, en opérant par exemple dans des parcs en eau profonde.

Il va de soi que seules des expérimentations répétées confirmeront ou infirmeront ces présomptions.

## REFERENCE BIBLIOGRAPHIQUE

FAURE L., 1956. - La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. - **Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 20** : 119-131.

Tableau 1 - Croissance de **Pecten maximus** en rade de Brest, pour 67 individus nés en 1966 (en mm).

| Age | 6 mois | 1 an 1/2 | 2 ans 1/2 | 3 ans 1/2 |
|---|---|---|---|---|
| Taille maximale | 28 | 70 | 89 | 98 |
| Taille minimale | 13 | 32 | 58 | 77 |
| Ecart type | 5,4 | 6,8 | 5,5 | 4,4 |
| Taille moyenne | 22,9 | 58,9 | 79,5 | 88,2 |
| Croissance moyenne | | 35,3 | 21,3 | 8,7 |

Tableau 2 - Croissance de 72 exemplaires de **Pecten maximus** élevés en vivier de décembre 1966 à décembre 1967 (en mm).

| | Maximale | Minimale | Moyenne |
|---|---|---|---|
| Taille en décembre 1966 et le 14 mars 1967 | 39 | 20 | 26,1 |
| Taille le 1er juillet 1967 | 41 | 23 | 34,0 |
| Taille le 4 octobre 1967 et le 18 décembre 1967 | 55 | 33 | 49,2 |
| Croissance de printemps (avril, mai, juin) | 12 | 0 | 7,9 |
| Croissance d'été (juillet, août, septembre) | 21 | 3 | 15,2 |
| Croissance annuelle | 29 | 8 | 23,1 |

Tableau 3 - Croissance de **Pecten maximus** élevé en vivier pendant 3 ans (en mm).

| Date<br>Age<br>Nombre d'exemplaires | Décembre 1966<br>6 mois<br>75 | Décembre 1967<br>1 an 1/2<br>72 | Décembre 1968<br>2 ans 1/2<br>61 | Décembre 1969<br>3 ans 1/2<br>22 |
|---|---|---|---|---|
| Taille maximale | 39 | 55 | 63 | 68 |
| Taille minimale | 20 | 33 | 44 | 51 |
| Ecart type | 5,5 | 6,1 | 5,6 | 5,9 |
| Taille moyenne | 28,1 | 49,2 | 54,8 | 61,4 |
| Croissance moyenne | | 23,1 | 4,6 | 6,6 |

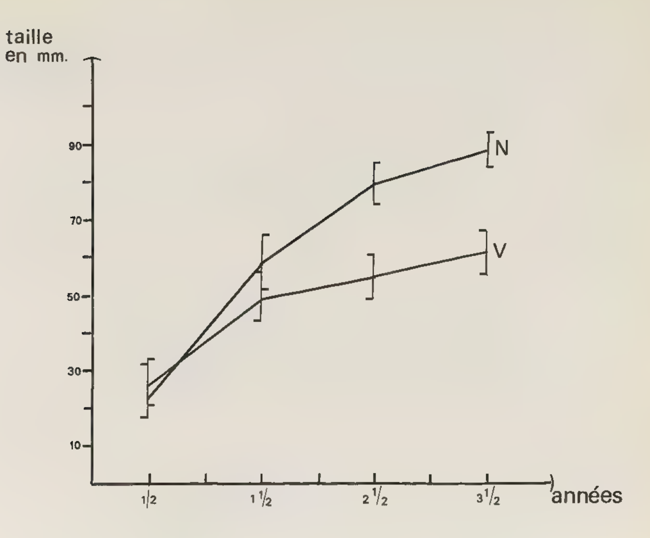



Fig. 1 - Courbes de croissance, en rade de Brest, de Pecten maximus nés en 1966.
N : courbe des valeurs moyennes d'un lot provenant de la nature.
V : courbe des valeurs moyennes d'un lot élevé en vivier.
Dans les 2 cas les valeurs de l'écart-type ont été indiquées.

# ESSAIS PRELIMINAIRES D'ELEVAGE DE LARVES DE MYTILIDES ET D'OSTREIDES A L'AIDE DE NOURRITURES ARTIFICIELLES

par Michel MASSON (1)

## RESUME

Des études expérimentales préliminaires de nutrition artificielle ont montré que les larves de la moule méditerranéenne, *Mytilus galloprovincialis*, peuvent se développer et se métamorphoser avec un aliment de type détritique.

Dans nos conditions d'élevage, 1 % de la population larvaire s'est métamorphosé. La décomposition des aliments entraîne un développement de la flore bactérienne qui affecte le taux de survie. Des études complémentaires sont entreprises pour résoudre les problèmes bactériologiques et améliorer la qualité de la ration.

## SUMMARY

Preliminary artificial feeding experiments showed that larvae of the mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, grew to metamorphosis with a detritic food. In our rearing conditions, 1 % reach the spatfall stage. Because of rapid decomposition of the food, survival is affected par bacterial flora. Further experiments are necessary to overcome bacteriological problems and to improve diet quality.

* * * *

## I - POSITION DU PROBLEME

L'élevage des larves de bivalves en laboratoire est un domaine de la conchyliculture qui a connu une extension considérable au cours des dernières décades, grâce aux travaux entrepris aux U.S.A. par LOOSANOFF et DAVIS et, en Angleterre par WALNE. La conchyliculture expérimentale a permis la maîtrise de l'élevage de nombreuses espèces de bivalves, entraînant depuis quelques années la production commerciale de naissain en écloserie.

Le problème de la nutrition des larves a fait l'objet de nombreuses études. Actuellement, l'apport alimentaire est fondé sur l'obtention en culture monospécifique d'algues unicellulaires vivantes de types flagellés nus ou de diatomées. Mais peu d'études ont été réalisées sur le rôle et l'importance des aliments autres que le microphytoplancton vivant.

En 1954, LOOSANOFF estime que les larves de Clams (*Mercenaria mercenaria*) et d'huîtres (Ostrea, Crassostrea) ne peuvent pas se nourrir de particules détritiques. Cependant, il obtient de bons résultats avec des ulves séchées pour les larves de clams, mais pas pour celles de l'huître. Il montre par ailleurs que les clams peuvent se nourrir de thiobactéries.

---

(1) Laboratoire maritime - 14530 LUC-SUR-MER (Travail effectué sous contrat C.N.E.X.O. n° 72.637).

Divers travaux ont porté essentiellement sur les clams. En 1956, CARRIKER essaie sans grand succès de les élever avec des flocons de céréales ; en 1960, CHANLEY et NORMANDIN utilisent diverses particules organiques qui, pour la plupart, ne sont pas satisfaisantes et, en 1964, HIDU et UKELES réussissent l'élevage avec des algues unicellulaires séchées. Mais tous les travaux entrepris pour élever des larves d'huîtres avec des éléments artificiels ont échoué.

Nous pensons donc qu'il n'est pas inutile de reprendre l'étude de ce type de nutrition de deux points de vue :

- inventorier les aliments pouvant être ingérés par les larves ;

- rechercher les aliments susceptibles de remplacer les algues unicellulaires de culture (méthode compliquée et coûteuse).

Ces aliments doivent être capturés, ingérés, assimilés. Ils doivent permettre la croissance larvaire, la métamorphose, la croissance post-larvaire.

Les particules doivent être en suspension et de diamètre inférieur à 5 microns.

L'assimilation des particules est contrôlée par l'observation de la couleur de la glande digestive qui prend celle de l'aliment, par l'évolution des stades larvaires, par la croissance de la coquille.

## II - MATERIELS ET METHODE

Les larves sont obtenues suivant la méthode de LOOSANOFF et DAVIS (1963), par fécondation artificielle des gamètes émises par les géniteurs après choc thermique. Elles sont réparties à raison de 10 000 par litre dans des béchers de deux litres d'eau de mer filtrée et stérilisée aux ultra-violets. L'eau est changée tous les deux jours. Les larves sont nourries quotidiennement.

## III - EXPERIMENTATION

### 1) LARVES DE MYTILUS GALLOPROVINCIALIS

#### A) ESSAIS AVEC DIVERS ALIMENTS

Nous avons testé :

- des algues séchées ou lyophilisées, puis broyées (ulves, laminaires, fucus) ;
- des aliments industriels pour l'affinage des huîtres ;
- des bouillons divers ou des mélanges d'acides aminés.

Tous ces aliments sont ingérés par les larves ; on observe alors une coloration de la glande digestive en rapport avec celle de l'aliment. Mais la croissance est faible, voire nulle. Cependant la survie est supérieure de 10 à 15 jours à celle de témoins à jeun. La mort des larves est toujours accompagnée d'un développement bactérien intense, suivi par une invasion de ciliés saprophytes qui nettoient les coquilles.

#### B) ESSAIS AVEC UN ALIMENT D'ORIGINE MICROBIENNE

Cet aliment que nous appelons OM1, fait l'objet de recherches au laboratoire du Professeur JACQUET, de l'Université de CAEN. Il nous en fournit sous forme d'une poudre sèche, que nous traitons aux ultra-sons afin de la réduire en particules suffisamment petites (5 µ) pour être ingérée.

Au cours d'une première série d'expériences, des larves de *Mytilus galloprovincialis* ont été nourries pendant près de deux mois avec cet aliment. Environ 20 % de la population a atteint le début de la métamorphose, mais au 60ème jour une pollution bactérienne intense a détruit l'élevage.

Dans une deuxième expérience, nous avons ajouté 5 mg/l. d'auréomycine et obtenu la métamorphose et la fixation des larves à partir du 35ème jour.

| Nombre de jours après la fécondation | Stade observé | L | % du stade | % de morts |
|---|---|---|---|---|
| 5 | larves D | 110 | 90 % | 0 % |
| 12 | larves D | 150 | 70 % | 0 % |
| 17 | larves à umbo | 170 | 60 % | 10 % |
| 20 | l. œillées | 200 | 40 % | 20 % |
| 25 | pédivéligères | 210 | 40 % | 30 % |
| 30 | métamorphose | 230 | 5 % | 80 % |
| 35 | fixation | 250 | 1 % | 90 % |

Malgré la présence d'antibiotique l'élevage a connu une forte mortalité (90 % de la population étant morts au 35ème jour).

Dans une troisième série, nous avons comparé la croissance de larves issues de la fécondation des gamètes d'un seul mâle et d'une seule femelle, réparties en trois lots homogènes.

Le premier lot est nourri avec l'O M 1, le deuxième, avec un mélange de monochrysis et de tétraselmis (75 cellules par microlitre), le troisième lot restant à jeun. L'élevage se fait en présence de chloramphénicol à raison de 7 mg /l., selon LE PENNEC et PRIEUR (1972).

Un échantillon de larves est régulièrement photographié sur hématimètre et la longueur de la coquille est mesurée sur agrandissement photographique (fig. 1).

| Nombre de jours | O M 1 | Phytoplancton | Larves à jeun |
|---|---|---|---|
| 5 | 114 | 112 | 100 |
| 10 | 131 | 126 | 110 |
| 16 | 134 | 133 | 100 % de mortalité |
| 21 | 141 | 145 | |
| 27 | 148 | 152 | |
| 31 | 157 | 163 | |

Dans nos conditions expérimentales, les larves de *Mytilus galloprovincialis* sont donc capables d'assimiler des particules détritiques, avec une croissance sensiblement égale à celle observée pour une alimentation phytoplanctonique.

2) LARVES D'OSTREA EDULIS

Plusieurs essais avec des larves d'*Ostrea edulis* nourries avec l'O M 1, n'ont pu être poursuivis plus de 15 jours, les élevages étant infectés par une flore bactérienne, malgré de fortes quantités d'antibiotiques divers (50 mg/l. d'auréomycine + 50 mg/l. de chloramphénicol + 50 000 UI de pénicilline G par litre).

D'après la couleur de la glande digestive, on peut penser que la larve capture et ingère la particule, mais la croissance étant faible, elle ne semble pas l'assimiler.

## IV - DISCUSSION

Les larves de bivalves semblent capables d'ingérer et d'assimiler des particules organiques détritiques diverses.

Les larves de moules sont susceptibles de se développer et de se métamorphoser avec une nourriture de type OM1, détritique et en suspension. Par contre, comme l'avaient déjà montré divers auteurs, les larves d'huîtres ne semblent pas assimiler les particules détritiques jusqu'ici employées.

Ces essais ne sont que préliminaires. Nous nous sommes heurtés à trois types de difficultés :

- fractionner les aliments en particules suffisamment petites pour être capturées,
- maintenir ces particules en suspension,
- empêcher la prolifération des bactéries qui sont, pour certaines, pathogènes d'après les travaux de TUBIASH, CHANLEY et LEIFSON (1965).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BAYNE B.L , 1965 - Growth and delay of metamorphosis of the larvae **Mytilus edulis**. - **Ophelia, 2** (1) : 1-47.

HIDU H. et UKELES R., 1964. - Dried unicellular algae as food for larvae of the hard shell clam (**Mercenaria mercenaria**). - **Proc. natur. Shellfish. Ass., 53** : 85-110

LE PENNECM. et PRIEUR D., 1972. - Développement larvaire de **Mytilus edulis** en présence d'antibiotiques. - **Rev. Intern. Océanogr. Med., 28** : 167-180.

LOOSANOFF V.L. et DAVIS H C , 1963 - Rearing of bivalve mollusks. In . **Advances in Marine Biology. - F.S. Russell.** Edit. Academic Press. Inc., London, 1 : 1-136.

TUBIASH H.S., CHANLEY P.E. et LEIFSON E., 1965. - Bacillary necrosis ; a disease of larval and juvénile bivalve Mollusks. I. Etiology and epizootiology. - **J. Bacteriol., 90** : 1036-1044.

WALNE R.P., 1966. - Experimental rearing of larvae of **Ostrea edulis** in the laboratory. - **Fish. Invest. Ser. II,** London, **20** (9) : 1-23.

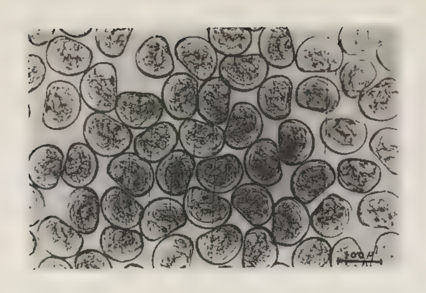



Fig. 1 - Larves de *Mytilus galloprovincialis* : stades «D», 2 jours après la fécondation.

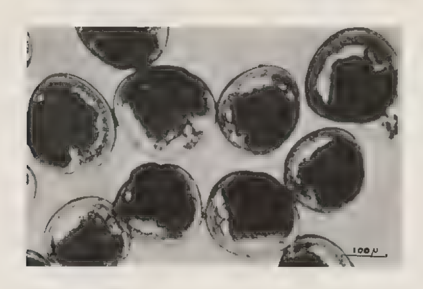



Fig. 2 - Larves de *Mytilus galloprovincialis* : nourries avec OM1, en cours de métamorphose 30 jours après la fécondation.

# ETUDE COMPAREE DES POPULATIONS d'*Ocenebra erinacea* (L.) DE GRANVILLE ET D'ARCACHON

par Colette FERAL (1)

## RESUME

Dans le Bassin d'Arcachon, les femelles d'**Ocenebra erinacea** (L.), Mollusque Gastéropode connu pour être gonochorique, présentent un tractus génital mâle externe. Cette particularité n'apparaît pas dans les populations de Granville (côte ouest du Cotentin). L'existence de ces femelles à pénis ne traduit pas la possibilité d'un hermaphrodisme successif, puisque l'étude de la répartition des sexes dans chacune des deux stations confirme le gonochorisme de l'espèce.

## SUMMARY

Comparative study of **Ocenebra erinacea** (L.) from Granville and Arcachon

In Bassin d'Arcachon, **Ocenebra erinacea** female, a gonochoric Gastropod, presents a male external genital tract. This particularity does not occur among the Granville populations on the western coast of the Cotentin. The occurence of a penis-like structure in females does not express a successive hermaphroditism, the study of the sexes repartition in each resort confirming the gonochorism of this species.

* * * *

Lors de l'étude de populations d'**Ocenebra erinacea** (L.) prélevées dans le Bassin d'Arcachon et à Marseille, POLI, SALVAT et STREIFF (1970), POLI (1973) ont observé, chez la femelle de cette espèce considérée comme gonochorique, un tractus génital mâle externe qui se développe puis disparaît au cours de l'activité génitale femelle. L'étude de la répartition des sexes en fonction de la taille a permis à ces auteurs de mettre en évidence, pour ces mêmes populations, un décalage net entre les polygônes de fréquence des mâles et des femelles. Ces faits ne semblaient donc pas confirmer le gonochorisme de l'espèce mais indiquer la possibilité d'un hermaphrodisme successif dans le Bassin d'Arcachon.

J'ai repris l'étude de ce phénomène sur des populations d'**Ocenebra** en provenance de deux stations :

- Granville (côte ouest du Cotentin), où **Ocenebra** vit dans des anfractuosités de rochers épars sur la plage entre le niveau de BMVE coefficient 90 et le niveau de BMVE coefficient IIO ;

- Bassin d'Arcachon, où **Ocenebra** est récolté sur les parcs à huîtres, en bordure des chenaux, au bas des pignots (même niveau).

---

(1) Laboratoire d'Endocrinologie et d'Embryologie expérimentales, U.E.R. des Sciences de la Vie et du Comportement, Equipe de Recherche associée au C.N.R.S., n° 492 - 14000 CAEN, Institut de Biologie marine - 33 ARCACHON.

## I - CARACTERES ANATOMIQUES DES ANIMAUX

La détermination des sexes chez cette espèce, connue pour être gonochorique, peut se faire par examen de l'appareil reproducteur.

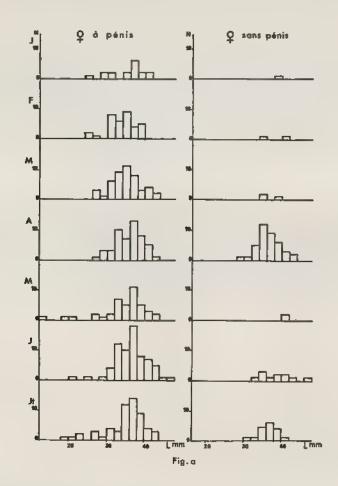
– Chez le mâle (planche I, fig. 1), la gonade (GM) située sur le côté columellaire des tours supérieurs de la masse viscérale, présente un aspect finement granuleux et sa couleur varie d'ocre-jaune à brun. Le tractus génital mâle est caractérisé par une prostate (PR) bien développée, prolongée par un conduit génital aboutissant au pénis (P) situé derrière le tentacule oculaire droit.

– Chez la femelle (planche I, fig. 2), la gonade (GF) occupe une position similaire mais les acini sont beaucoup plus volumineux et de couleur jaune d'or. Le tractus génital se compose d'un utérus (UT) et de glandes femelles (Gl.F) caractéristiques : glande brune et glande de l'albumine.

Ces deux types d'animaux sont les seuls rencontrés à Granville.

– A Arcachon, certaines femelles présentent un tractus génital mâle externe (planche I, fig. 3). Ces animaux possèdent une gonade femelle, un utérus et les glandes caractéristiques du tractus femelle. Le pénis de ces animaux peut être développé (PD) et atteindre une taille voisine de celle d'un pénis mâle (P) ou être réduit à un bourgeon. Il est prolongé ou non par un conduit génital. Du point de vue histologique, la gonade d'une femelle à pénis (planche I, fig. 5) est comparable à un ovaire normal (planche I, fig. 4) ; c'est une gonade femelle fonctionnelle avec des ovocytes à maturité (O) et des zones d'ovogénèse (ZO). Aucun cas d'hermaphrodisme n'a été observé au niveau de la gonade de ces femelles à pénis.

La présence de femelles à tractus génital mâle, à Arcachon, paraît être un phénomène constant puisque 56 à 95 % des femelles présentent une excroissance péniale. Le pénis femelle, bien développé en début d'année, semble régresser au moment de la ponte (avril).




**Ocenebra erinacea** (L.) Arcachon : Variations du nombre de femelles à pénis et de femelles sans pénis. Prélèvements effectués de janvier (J) à juillet (Jt) 1973.
N : nombre réel d'individus ; Lmm : longueur de la coquille en millimètres.

## II - ETUDE BIOMETRIQUE DES DEUX POPULATIONS

Cette étude est réalisée à partir d'échantillons d'une centaine d'individus prélevés mensuellement dans chaque station. Les animaux sont répartis par classes millimétriques ; leur sexe est déterminé par l'examen de l'appareil reproducteur et d'un frottis de la gonade.

La représentation graphique des distributions de fréquence pour les prélèvements effectués à Granville (planche II, fig. 1) et à Arcachon (planche II, fig. 2) fait apparaître que la distribution est unimodale. Elle correspond aux adultes car les plus jeunes individus récoltés ont une taille de 15 mm. On peut penser que les animaux de taille inférieure à 15 mm ont un habitat différent de celui des adultes.

La vitesse de croissance est estimée par la comparaison mensuelle des longueurs moyennes des individus. L'analyse de ces résultats ne fait pas apparaître une évolution très nette de la croissance des populations étudiées. Ceci peut s'expliquer par le défaut de prélèvement dans les petites tailles et aussi par le fait que les différentes générations d'adultes ne sont pas dissociables. On peut penser cependant, que les jeunes atteignent la taille adulte rapidement et qu'ensuite leur croissance est très ralentie.

L'étude biométrique comparée des deux populations m'a permis de mettre en évidence que la taille moyenne de la population de Granville est inférieure à celle d'Arcachon.

Granville : $\overline{L}$ = 29 mm ; Arcachon : $\overline{L}$ = 33,5 mm.

Cette différence, statistiquement significative, est peut-être le fait d'un apport nutritionnel plus abondant dans le Bassin d'Arcachon ou de conditions écologiques différentes.

## III - REPARTITION DES SEXES

L'étude de la répartition des sexes chez **Ocenebra erinacea** (L.), prélevé à Granville et à Arcachon, met en évidence plusieurs faits.

– Pour les deux stations, les polygônes de fréquence donnant la distribution dimensionnelle pour les mâles et les femelles, se recouvrent presque (planche II, fig. 3 et 4). On peut donc penser que l'espèce est bien gonochorique.

– La comparaison mensuelle des tailles moyennes des mâles et des femelles (utilisation du test de STUDENT) montre que, pour 8 des 12 récoltes effectuées à Granville, la différence de taille est statistiquement significative. A Arcachon, ce résultat se retrouve pour 6 prélèvements sur 7. Pour ces échantillons, la taille des femelles est supérieure à celle des mâles : cette espèce semble présenter un dimorphisme sexuel portant sur la taille.

Si l'on envisage le pourcentage de mâles en fonction de la taille, pour la totalité des individus récoltés, on observe que le taux de masculinité décroît vers les grandes tailles. Ce résultat, valable pour les deux stations, confirme l'existence probable du dimorphisme sexuel.

Cette étude est complétée par l'analyse de la sex-ratio des récoltes mensuelles. Celle-ci est comparée à une sex-ratio 1/1 grâce au test du $X^2$ de PEARSON. Pour la population de Granville, aucune des sex-ratio ne diffère significativement d'une sex-ratio 1/1. Un résultat identique semble se retrouver pour la population d'Arcachon pour les prélèvements effectués jusqu'ici.

## CONCLUSIONS

La présence de femelles à pénis, à Arcachon, ne traduit pas l'existence d'un hermaphrodisme successif car :

– il n'y a pas de décalage net entre les polygônes de fréquence mâles et femelles ;

– l'examen histologique de la gonade de ces individus ne met pas en évidence de figures de changement de sexe.

L'étude de la répartition des sexes montre que, à Arcachon comme à Granville, **Ocenebra erinacea** (L.) apparaît comme une espèce gonochorique.

Une étude par la méthode des cultures organotypiques est en cours afin de déterminer quels sont les facteurs qui entrent en jeu dans la réalisation du sexe chez cette espèce.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


LAMOTTE M., 1962. - Initiation aux méthodes statistiques en biologie. - **Masson édit.**, Paris, 145 p., 26 fig., 11 tableaux.

POLI G., 1973. - Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes, du Bassin d'Arcachon. - Thèse de doctorat de 3ème cycle (océanographie), Paris VI, 241 p., 95 fig., 16 photographies

POLI G., SALVAT B. et STREIFF W., 1970 Aspect particulier de la sexualité chez **Ocenebra erinacea** (L.) (Mollusque Gastéropode Prosobranche). - Haliotis, Paris, vol. I, n° 1, p. 29-30


## LEGENDE DE LA PLANCHE I

**Ocenebra erinacea** (L.).

Fig. 1 - Mâle (Granville - Arcachon).
GM : gonade mâle ; P : pénis ; PR : prostate.

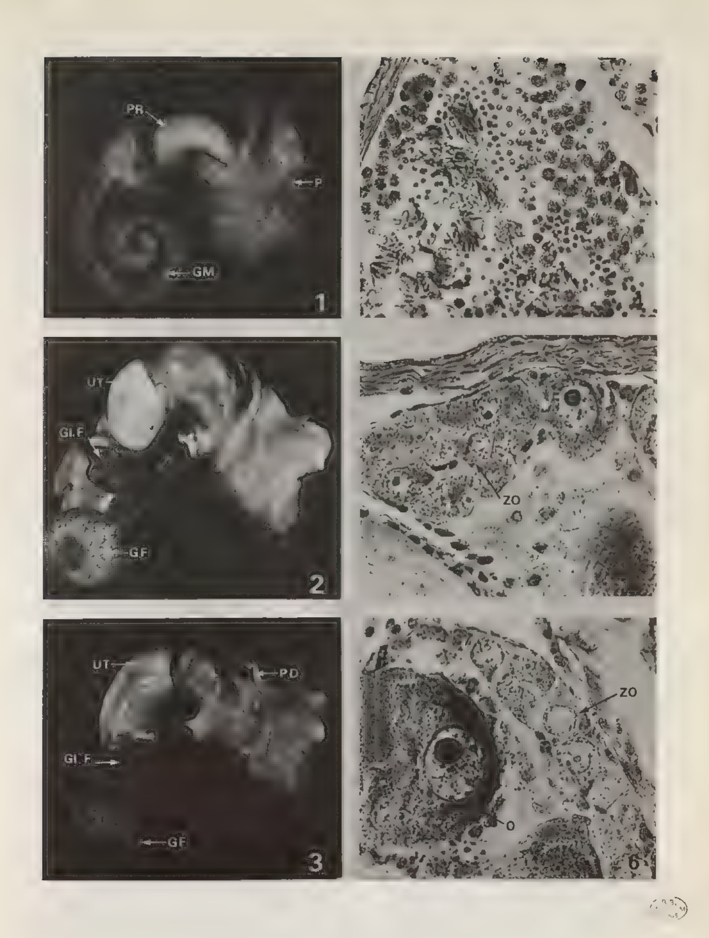
Fig. 2 - Femelle (Granville - Arcachon).
GF : gonade femelle ; Gl.F : glandes du tractus génital femelle ; Ut : utérus.

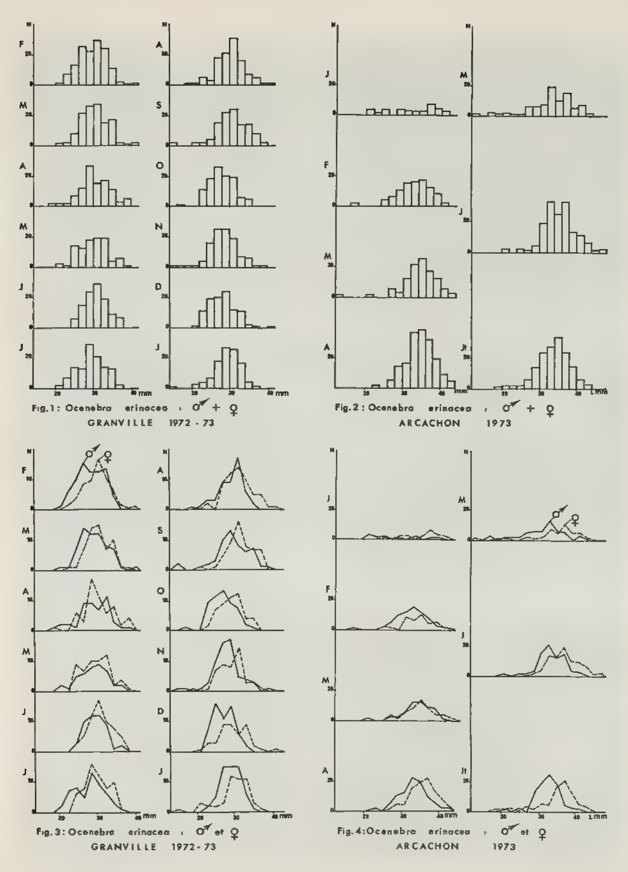
Fig. 3 - Femelle à pénis (Arcachon)
GF : gonade femelle ; Gl.F : glandes du tractus génital femelle ; PD : pénis femelle développé ; Ut : utérus.

Fig. 4 - Gonade mâle.

Fig. 5 - Gonade femelle.
ZO : zone d'ovogénèse.

Fig. 6 - Gonade de femelle à pénis.
O : ovocyte ; ZO : zone d'ovogénèse.


PR
P
GM
1
UT
GI.F
GF
2
UT
PD
GI.F
GF
3
ZO
ZO
O
6




**Ocenebra erinacea (L.).**

Fig. 1 et Fig. 2 - Représentation par histogramme des distributions de fréquence des individus selon la longueur de la coquille.
Prélèvements effectués à Granville (Fig. 1) de février (F) 1972 à janvier (J) 1973.
Prélèvements effectués à Arcachon (Fig. 2) de janvier (J) à juillet (Jt) 1973.

Fig. 3 et Fig. 4 - Polygones de fréquence des mâles et des femelles (effectifs réels par classes de taille).
Prélèvements de Granville (Fig. 3) et d'Arcachon (Fig. 4).
N : nombre réel d'individus ; Lmm : longueur de la coquille en millimètres.

# LA FORME SEPTIFERE DE *Ferrissia wautieri* : FORME DE RESISTANCE A LA SECHERESSE

par Monique RICHARDOT (1)


## RESUME

Des prélèvements de vase humide ont été effectués, en été, sur les rives d'une mare et de plusieurs étangs de la région lyonnaise.

Ces récoltes nous ont permis de constater d'une part que les *Ferrissia* survivent dans la vase humide, d'autre part que la proportion des individus septifères y est très généralement importante, les individus prélevés en pleine eau étant toujours sous la forme ancyloïde. L'état septifère serait donc, chez *Ferrissia wautieri*, une forme de résistance à la sécheresse.



## SUMMARY

Wet mud samples have been collected, in summer, from banks of a pound and several pools situated in Lyons surroundings. In these samples numerous living *Ferrissia* have been found and generally a high percentage of them are septifers whereas all the individuals collected in the water were ancyloïds. Then septum formation in this freshwater limpet seems to be induced by drought conditions.


* * * *

Les recherches que nous avons menées, en laboratoire, depuis 1960, nous ont permis de préciser les caractéristiques du cycle biologique de *Ferrissia wautieri*. Tous les jeunes de l'espèce, à l'éclosion, sont du type ancylide. La suite du développement peut se faire selon deux voies différentes : ou bien l'individu grandit puis se reproduit sans modifier l'aspect de la coquille, ou bien avant d'entrer en période de reproduction l'animal développe un septum et entre en vie ralentie ; plus tard, il édifie une nouvelle coquille à partir des bords du péristome réduit. Dans le premier cas le sujet demeure toute sa vie à l'état "ancyloïde", dans le deuxième cas il passe successivement par les trois stades : "ancyloïde", "septifère" et "post-septifère" (WAUTIER et coll. 1962).

Quelles sont les raisons de cette double possibilité de cycle biologique ? Quel est le déterminisme de la formation d'un septum chez certains individus d'une population ?

CALAS en 1954 supposait qu'il s'agissait là d'une forme de résistance à la sécheresse permettant à certains animaux de "franchir sans dommage des périodes peu prolongées de tarissement de leur habitat".

ODIEVRE en 1957 constate la présence de plusieurs individus septifères dans un cristallisoir abandonné pendant l'été et où l'eau d'élevage s'était en grande partie évaporée. L'auteur et nous-même, plus tard, avons tenté vainement d'obtenir expérimentalement des individus septés par assèchement progressif des bacs d'élevage. Par contre, la forme septifère apparaissait au laboratoire dans des bacs où le niveau de l'eau demeurait parfaitement stable.

---

(1) Département de Biologie animale et Zoologie, Université Claude Bernard Lyon I - 43, Boulevard du 11 Novembre - 69621 Villeurbanne.

Les observations faites en laboratoire nous ont très rapidement conduit à penser que l'apparition, dans une population, d'individus septifères était liée à certaines conditions de milieu qu'il s'agissait de mettre en évidence. C'est dans cette perspective que furent menées depuis 1960 les études sur le terrain.

La population naturelle observée se trouve dans une mare située au bord de la route de Saint-Etienne, au lieu-dit Montarcis (commune de Taluyers, Rhône). Cette pièce d'eau, de 800 $m^2$ environ, est une ancienne carrière de granite, inondée. Elle n'est pratiquement accessible que du côté de la route dont elle est séparée par un talus planté de robiniers. Le long de ce talus et le long d'une partie de la falaise orientale, le fond est en pente douce. Cette zone, limitée au nord par une digue perpendiculaire à la falaise est plantée de Typha et abrite la population de Ferrissia.

Aucun ruisseau n'aboutit dans cette mare. Celle-ci n'est alimentée que par les eaux de pluies, directement, et indirectement par l'intermédiaire de la nappe phréatique avec laquelle elle semble être en relation.

Le niveau le plus élevé s'observe en hiver et surtout au printemps. La période de basses eaux se situe à la fin de l'été et en automne. Certaines années, les variations de niveau sont considérablement accentuées par le propriétaire de la mare qui utilise cette réserve d'eau pour l'irrigation de ses vergers, en juillet et en août. La quantité d'eau prélevée varie selon les années, elle entraîne une baisse de niveau qui peut atteindre plus d'un mètre. Les zones de faible profondeur, en particulier la zone de Typha, sont donc souvent à sec en été. Le niveau ne remonte qu'à la faveur des pluies d'automne.

Depuis 1960 des récoltes effectuées aux différentes saisons, nous ont permis d'accumuler un certain nombre d'observations concernant la population de Ferrissia.

1) Ces Mollusques vivent généralement sur les feuilles de Typha en voie de décomposition.

2) Par l'étude des tailles des animaux récoltés, on a pu mettre en évidence deux types de générations :

- les générations hivernales, résistantes, à croissance lente. Les individus pondent peu ou pas. Après une dernière ponte, ils meurent au printemps ;

- les générations printanières et estivales, à croissance rapide. Jusqu'à la fin de l'été, ces générations se succèdent à un rythme accéléré.

3) La densité de la population évolue donc au cours des saisons. Elle atteint son maximum à la fin de l'été et au début de l'automne, et le nombre des individus récoltés diminue au cours de l'hiver pour être nul souvent en mars et avril.

4) La densité de population présente des différences considérables selon les points de prélèvements. Les animaux sont peu nombreux au large, leur densité est maximum dans les zones riveraines en faible profondeur.

5) Très généralement, les animaux récoltés sont au stade ancyloïde. Cependant, depuis 1960, chaque année, nous avons pu observer la présence, au sein de la population, d'individus septifères et post-septifères. Nous avons constaté, à cet égard, les faits suivants :

- les récoltes les plus riches en individus septifères ou post-septifères ont été faites en automne et en hiver ;

- la présence d'animaux sub-septifères ou avec septum en formation a été notée en été seulement ;

- le nombre d'individus septifères récoltés est toujours très inférieur au nombre de post-septifères. Pourtant ces derniers se forment aux dépens des premiers ;

- les plus fortes proportions d'individus septifères et post-septifères proviennent toujours des zones de faible profondeur ;

- en 1967 les premiers individus à septum apparaissent à la fin du mois d'août, au moment où le niveau commence à baisser.

L'ensemble de ces observations nous a conduit aux conclusions suivantes :

- si les individus septifères peuvent être récoltés en toute saison, leur apparition pourrait se situer au cours de l'été, seule période pendant laquelle on ait récolté des individus avec septum en formation ;

- l'apparition d'individus septés semble être un phénomène localisé dans l'espace et lié aux conditions écologiques caractérisant les zones riveraines de faible profondeur et à forte densité de population ;

- la faible proportion de septifères rencontrés, par rapport au nombre de post-septifères, laisserait supposer que, lorsque les animaux forment leur septum, on ne les récolte pratiquement pas avec les méthodes de prélèvement habituelles.

L'hypothèse a alors été émise d'une action éventuelle du retrait de l'eau au cours de l'été. C'est dans cette perspective qu'on été menées les récoltes au cours des années 1969, 1970 et 1971.

Nous avons alors multiplié, en été, les points de prélèvement de façon à observer différentes zones en fonction de leur position par rapport au retrait de l'eau. Aux récoltes effectuées sur les roseaux en pleine eau se sont ajoutés des prélèvements de vase dans les zones asséchées.

Nous avons ainsi pu constater que non seulement les **Ferrissia** survivent dans la vase humide mais encore que la proportion des individus septifères y est presque toujours importante ; tandis que tous les animaux récoltés en pleine eau se trouvent au stade ancyloïde. Les résultats les plus spectaculaires ont été obtenus en 1971 (fig. 1).

Au cours de l'été et l'automne de cette année, le retrait de l'eau est très progressif. Le niveau baisse jusqu'au début du mois de novembre. La réimmersion de la zone asséchée est lente et les premiers gels interviennent (décembre) avant que l'eau ait de nouveau atteint son niveau hivernal.

Entre la fin du mois de juin et la mi-novembre, les 630 animaux récoltés en pleine eau sont tous ancyloïdes, tandis que sur les 1388 **Ferrissia** prélevés dans la vase, 178 ont un septum complet ou en formation. Les plus forts pourcentages sont obtenus après plusieurs semaines d'assec (77,4 % après 10 semaines, 92,8 % après 11 semaines).

Comme les années précédentes, la réimmersion des zones asséchées est suivie de l'apparition d'animaux au stade post-septifère dont le nombre est effectivement plus élevé près des rives qu'au large. Cependant en 1971 le retour de l'eau étant particulièrement tardif, la température est sans doute trop basse (inf. à 10°) pour permettre aux septifères de reprendre leur croissance (on note la présence de septifères encore au mois de janvier).

D'après ces observations, il semble qu'on puisse décrire l'évolution annuelle de la population de **Ferrissia**, à Montarcis, de la façon suivante :

Au cours du printemps, les quelques individus qui ont subsisté l'hiver, en profondeur, remontent en surface et pondent sur les premières feuilles de roseaux, avant de disparaître.

Dans les zones riveraines, l'eau peu profonde, se réchauffe rapidement au cours de la journée, les jeunes **Ferrissia** qui se trouvent sur les feuilles de roseaux qui flottent en surface, trouvent des conditions thermiques favorables à leur développement. Ils grandissent, pondent. Les générations se succèdent à un rythme de plus en plus rapide à mesure que s'avance la saison. La densité de population augmente. Puis les conditions de température deviennent progressivement plus favorables vers les zones plus profondes ; la population s'étale, un gradient de densité se maintient cependant.

C'est alors qu'à l'évaporation s'ajoutent les prélèvements d'eau par pompage. Les zones de faible profondeur sont les premières affectées par les baisses de niveau. Des quantités d'animaux sont comme pris au piège, la lenteur de leur déplacement les empêche de suivre le retrait de l'eau. La mortalité est sans doute importante mais certains subsistent.

Lors de la baisse de niveau, la vase, très meuble, reste quelques temps gorgée d'eau. Les températures maximum s'élèvent, le pH de l'eau s'abaisse (inf. à 6), la teneur en oxygène s'effondre tandis que se concentrent les matières organiques. Soumis à ces nouvelles conditions, les jeunes **Ferrissia** sub-matures réagissent en édifiant un septum. Leur métabolisme se r. lentit, et c'est sous la forme septifère qu'ils demeurent dans la vase, fixés aux végétaux en voie de décomposition, en compagnie de quelques ancyloides. Les forts pourcentages de septifères obtenus dans la vase après plusieurs semaines de sécheresse laissent supposer qu'à mesure que la durée d'assèchement se prolonge, les ancyloïdes meurent peu à peu, la forme septifère étant, elle, plus résistante.

Lorsque les pluies d'automne font remonter le niveau, ces zones humides sont réimmergées. Si les pluies interviennent au début de l'automne, la température est encore suffisamment élevée pour permettre une reprise de la croissance : les premiers post-septifères apparaissent et leur ponte s'ajoute à celle des ancyloïdes. Si la remontée du niveau est tardive, les températures trop basses, inhibent la croissance : les individus libérés de la vase (septifères et ancyloïdes) entrent immédiatement en hibernation. Les septifères ne passeront donc que très progressivement à l'état post-septifère au cours de l'hiver.

Enfin, au printemps, ancyloïdes et post-septifères disparaîtront après une dernière ponte.

Les résultats précédents ont été confirmés encore par les quelques observations faites au cours des étés 1972 et 1973, à Montarcis. Par ailleurs, des récoltes de vase effectuées dans la Dombes en été 1972 nous ont permis de mettre en évidence la généralité du phénomène.

Il semble donc bien que l'hypothèse de CALAS soit vérifiée et que la formation d'un septum par certains individus d'une population de **Ferrissia** soit une réaction à la sécheresse.

Dans le contexte général de l'embranchement des Mollusques, cette réaction morphologique et physiologique liée à la sécheresse est d'ailleurs en accord avec ce qui s'observe dans d'autres espèces de Gastéropodes. La diminution des surfaces d'échanges par réduction du péristome et l'abaissement du métabolisme général jusqu'à un niveau minimum de survie ferait donc de la forme septifère une forme de résistance.

Cependant, le fait que seuls les individus qui se trouvent en prématurité sexuelle peuvent ainsi se soustraire aux conditions défavorables du milieu constitue une caractéristique plus originale de l'espèce **Ferrissia wautieri**. L'état septifère, en provoquant un décalage de la ponte et son report à une période plus favorable, pourrait, en effet, correspondre à un système très élaboré de protection de l'espèce.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


CALAS P., 1954. - Précisions sur l'extension en France du genre **Gundlachia** Pfeiffer. - Bull. mens. Soc. Linn. Lyon, 23, 193-194

ODIEVRE M., 1957. - Recherches sur le genre **Gundlachia** Pfeiffer, 1849 (Ancylidae) - Dipl. Et. Sup. Lyon

WAUTIER J., PAVANS DE CECCATTY M., RICHARDOT M., BUISSON B., HERNANDEZ M.-L., 1962. - Les étapes de la croissance chez **Gundlachia sp.** (Mollusque Ancylidae). - Bull. mens. Soc. Linn., Lyon, 31, 70-73.

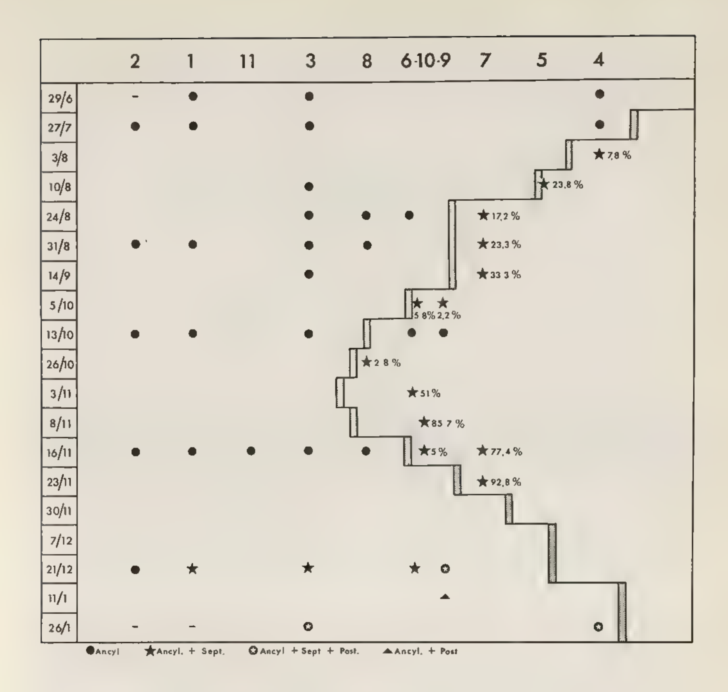



Fig. 1 - Diagramme des récoltes de l'été 1971, à Montarcis.
En colonne verticale les dates de récoltes.
Dans la colonne horizontale sont indiqués les différents points de prélèvement. Leur succession, de gauche à droite, est fonction de leur position par rapport au bord de l'eau représenté par les traits verticaux épaissis. Ainsi la partie du diagramme située à gauche du trait épaissi correspond, en vue par-dessus, aux zones de la mare demeurées immergées. La partie située à droite du trait épaissi correspond aux zones asséchées.

# ETUDE TAXONOMIQUE DU SOUS-GENRE Hiloa DANS L'INDO-PACIFIQUE

(Gastropoda : Phasianellidae, genre Tricolia)

par Robert ROBERTSON (1)

## RESUME

L'auteur étudie les variations de la morphologie de la coquille et de la radula du sous-genre Hiloa dans le domaine Indo-Pacifique.

Hiloa est un sous-genre de Tricolia dans la famille des Phasianellidae. Vous connaissez probablement les Tricolia de la Méditerranée. Hiloa présente un grand intérêt parce que ce sont les seuls Archaeogastropodes connus qui ont un dimorphisme sexuel des coquilles et aussi des radulas. J'ai pu étudier environ 6 000 échantillons. La plupart sont des coquilles vides et le plus grand nombre de ceux qui ont été récoltés vivants ont été séchés. Il ne sera question ici que d'une étude des coquilles et des radulas. Malheureusement, je n'ai pas pu étudier les animaux vivants moi-même, ce que j'aurais voulu faire.

Le sous-genre est limité à l'Indo-Pacifique. Les populations se rencontrent depuis l'Afrique de l'est jusqu'aux Iles Hawaii et Cook, c'est-à-dire presque dans la moitié du monde. Provisoirement j'accepte trois espèces : T. (Hiloa) megastoma du Japon, T. (Hiloa) virgo du sud-est et sud-ouest de l'Australie, et T. (Hiloa) variabilis dans les tropiques depuis l'Afrique jusqu'à la Polynésie.

Comme d'habitude chez les Phasianellidae, les coquilles sont polychromatiques. Elles sont tachetées et pointillées de diverses couleurs. Aux Iles Hawaii, en réalité, elles se rapportent toutes à une seule espèce valable : Tricolia (Hiloa) variabilis.

Au premier coup d'œil, j'ai été frappé par la variabilité de la taille maximum de la coquille d'une localité à une autre. Les coquilles sont petites ; celles du Japon ne dépassent pas 6 mm de longueur. Elles sont relativement grandes au Japon, aux Iles Hawaii et en Nouvelles Galles du Sud, plus petites aux Iles Fanning, Coccos-Keeling et Seychelles. La différence volumétrique entre la plus grande coquille du Japon et la plus grande de l'Ile Fanning est de 42 fois. Dans une même espèce, il y a une différence volumétrique de 26 fois (en comparant Fanning avec Hawaii).

J'ai été frappé aussi par la présence constante, dans chaque localité, de deux formes de coquilles, une plus grande et l'autre plus petite. La forme la plus petite a une ouverture élargie. Comme j'ai pu l'établir en étudiant les gonades, il s'agit des coquilles des mâles et des femelles. Les mâles vivent sur les coquilles des femelles. Les deux sexes ont été considérés comme des espèces distinctes. Les échantillons types de Phasianella megastoma et P. oligomphala du Japon sont un mâle et une femelle récoltés en même temps au même endroit.

* * * *

(1) Academy of Natural Sciences of Philadelphia - Pennsylvania - U.S.A

Considérons maintenant les radulas d'*Hiloa*. Les dents médianes que j'appelle pseudocentrales parce que j'ai mis en évidence qu'elles sont constituées réellement de 3 dents soudées ensemble. Une femelle d'Hawaii a une dent pseudocentrale, 3 paires de dents latérales et 14 paires de dents marginales par rang transverse. Les cuspides des marginales intérieures sont digitées. Dans la radula d'un mâle d'Hawaii il n'existe que 7 paires de marginales par rang transverse, et les marginales intérieures ne sont pas digitées mais fortement pointues.

Pourquoi les radulas d'*Hiloa* présentent-elles un dimorphisme sexuel ? Il est possible que les mâles et les femelles subsistent sur différentes nourritures. Les femelles vivent entre les algues comme *Padina* où probablement elles mangent les détritus, les petites algues épiphytiques et peut-être aussi la *Padina* même. Les coquilles des femelles sont normalement incrustées d'algues calcaires. Il est probable que les mâles mangent ces dernières et que les marginales pointues sont adaptées à ce régime alimentaire.

Les nombres de paires de marginales par rang transverse ne sont pas uniformes. Ils sont liés à la taille de la coquille. Alors qu'au Japon les femelles ont jusqu'à 51 paires de marginales, les mâles en ont jusqu'à 43. En considérant maintenant deux des populations avec les plus petites coquilles, ceux des îles Cocos-Keeling et Cook, les femelles ont jusqu'à 8 marginales et les mâles n'en n'ont que 3. Ces derniers n'ont que 13 dents par rang transverse, ce qui correspond au plus petit nombre connu pour une radula rhipidoglosse.

Le développement ontogénique de la radula d'*Hiloa* a un grand intérêt. Dans un juvénile d'Hawaii il n'existe que 5 paires de dents marginales ; elles sont cuspidées comme chez les femelles adultes. La dent pseudocentrale du juvénile n'a qu'une seule cuspide majeure centrale ; les adultes ont une paire de cuspides majeures. Ailleurs, les adultes peuvent avoir soit deux cuspides majeures sur la dent pseudocentrale, soit une seule médiane. Les premières se trouvent à Hawaii, aux Nouvelles Galles du Sud, et dans l'Océan Indien, et les secondes se trouvent dans une région s'étendant depuis le Japon, les Philippines, la Nouvelle Calédonie, jusqu'au détroit de Cook.

Revenons maintenant aux coquilles, D'autres caractères susceptibles de variabilité montrent également des distributions géographiques très différentes. La plupart des coquilles peuvent être séparées en coquilles pointillées et coquilles non pointillées (tachetées, etc...) et un des deux types prédomine à chaque localité. Un autre caractère : les coquilles jeunes ont un nombre variable de lignes spirales entre les deux sutures, de 3 jusqu'à 10. Aux îles Cocos-Keeling il n'en existe que 3 ou 4 et la plupart des coquilles deviennent carénées. A d'autres endroits il existe aussi 3 ou 4 lignes ou plus et jusqu'à 10 lignes.

Il est donc temps de reconsidérer les caractères spécifiques d'*Hiloa*. Il y a beaucoup plus de variations, entre les populations de *T. (H.) variabilis* que des différences interspécifiques. Les seules différences que j'ai trouvées entre *T. (H.) megastoma* et *T. (H.) virgo* consistent en caractères qui pourraient être dus aux différences climatiques. Les premiers tours de spire et l'opercule sont plus grands chez les deux espèces non tropicales ; le périostracum est aussi plus épais chez ces dernières.

Il n'est pas possible de définir des sous-espèces d'*Hiloa* parce qu'il existe une mosaïque géographique de différents caractères. On sait qu'aux îles Hawaii *T. (H.) variabilis* subit un développement larvaire non-pélagique. Il n'y a donc pas beaucoup de transports entre les populations d'*Hiloa*, et ceci commence à expliquer pourquoi il existe de telles différences entre les populations. C'est possible pourtant que l'entier sous-genre *Hiloa* montre les variations clinales et une continuité génétique. Si ceci était le cas, cette espèce représenterait l'espèce la plus polymorphe connue jusqu'alors chez les gastropodes marins. Pourtant, je doute qu'il s'agisse là d'un cas taxonomique vraiment exceptionnel parce qu'il y a peu de travaux d'ensemble qui ont analysé assez de caractères et assez d'échantillons provenant d'assez de localités d'autres espèces de gastéropodes présentant une large répartition géographique.

Pour conclure, notre connaissance d'*Hiloa* est vraiment encore insuffisante ; il est évident qu'il reste encore beaucoup à faire. Ce que l'on peut souhaiter, c'est qu'il soit entrepris dans le domaine Indo-Pacifique des études approfondies portant sur le plus grand nombre possible de localités, travail intéressant mais difficile à réaliser.

# COLLOQUE DE MALACOLOGIE

# DES MILIEUX SAUMATRES FOSSILES ET ACTUELS

# EXEMPLE DE MILIEU «SAUMATRE» DE TYPE PONTO-CASPIQUE PRIS DANS LE PLIOCENE D'ABKHAZIA (R.S.S.G.)

par Joëlle ARCHAMBAULT (1)

## RESUME

Les grisements étudiés, situés sur le bord de la Mer Noire (Golfe de Rioni, R.S.S.G.), livrent au Cimmérien et au Kujalnikien une faune très abondante comprenant essentiellement des Limnocardiidae et des Dreissenidae.

Cette malacofaune permet d'étudier les modalités de l'évolution en milieu saumâtre.

Parmi les Limnocardiidae le groupe des Prosodacna et des Pachydacna se diversifie en multipliant les espèces géographiques, mais cette évolution ne dépasse pas le sommet du Cimmérien. Seuls trois genres survivent encore actuellement. Chez les Dreissenidae, l'évolution est plus complexe. Elle présente suivant les formes et les conditions de milieu une variation intraspécifique, une diversification spécifique, une adaptation au milieu et au migration.

L'épanouissement exubérant de la faune au Cimmérien, probablement dépendant de la présence de fer dans le bassin, détermine l'épuisement des possibilités évolutives pour la plupart des genres de Limnocardiidae. Les relais de l'évolution et le renouvellement de la faune s'effectue au Kujalnikien par radiation adaptative des Dreissenidae.

## SUMMARY

Deposits studied along the coast of the Black Sea (Bay of Rioni, G.S.S.R.) were seen to contain a very abundant fossiliferous fauna composed mainly of Limnocardiidae and Dreissenidae types, which have cimmerian and kujalnikian ages. This malacological fauna allowes the study of processes of evolution in brackish-water environment.

The group of Prosodacna and Pachydacna which are part of the Limnocardiidae diversified increasingly the number of geographical species, but this evolution did not go beyond the Cimmerian. Only three types of genus have survived until the present day.

With Dreissenidae a more complex evolution is displayed. This can be seen in relation to the forms and the environmental agents, the numerous intra-specific changes, an intensive speciation, an adaptation to the environment and to migration.

Exuberant development of the cimmerian fauna probably depended upon the presence of iron in the water, but excessive regeneration brought the evolution to an exhaustive pace. The renewal of the new fauna at the Kuialnikian was due to the capability of on adaptative radiation, carried out by the Dreissenidae.

---

(1) Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris Sud, Bât. 504 - 91405 ORSAY

Les séries sédimentaires présentées font partie des faciès saumâtres du Pliocène (1) de la Paratéthys orientale (fig. 1), situées en Géorgie occidentale (Abkhazia) (fig. 2). Elles appartiennent paléogéographiquement au domaine oriental du bassin euxinique (Golfe de Rioni) qui au cours du Pliocène présente une dessalure générale s'accompagnant d'une réduction territoriale progressive. Comme on le sait, la Paratéthys possédait les caractères d'un "lac mer" où se sont rassemblées les conditions paléoécologiques favorables à l'accélération du rythme de l'évolution et du développement des espèces.




FIG : 1. Carte paléogeographique du bassin cimmérien

Limite d'extension maximale du bassin au Cimmérien inférieur

FIG. . 2 1/600 000

■ Couches de Duab

● Coupe de Pokvechi

Cimmérien

Le Pliocène de l'Europe orientale est caractérisé essentiellement par des faunes de bivalves (Limnocardiidés et Dreissénidés).

Pendant le Mio-Pliocène, à partir d'une forme marine (Cardium edule L.) ont évolué les Limnocardiidés, sous la pression des facteurs de dessalure du bassin euxinique.

Ils se sont diversifiés en donnant des formes extrêmes très éloignées du genre souche.

Trois genres reliques vivent actuellement dans la Caspienne, les limans de la Mer Noire et de la Mer d'Azov (Didacna, Monodacna et Adacna). Comme en témoignent ces formes adaptées à un milieu de vie dessalé, l'évolution a porté sur des caractères d'ordre générique comme par exemple les modifications de la structure de la charnière qui correspondent à des changements génétiques profonds ; ils ont permis la réalisation de nombreux genres nouveaux. Ceux-ci ont une charnière qui n'a plus rien de commun avec celle du genre originel Cardium.

Au contraire, les Dreissénidés dont l'apparition remonte pourtant à l'Eocène présentent, pour des conditions de milieu identiques, un mode évolutif différent.

(1) La limite inférieure du Pliocène de la Paratéthys orientale est fixée entre le Sarmatien et le Méotien, le Pliocène se poursuit par le Pontien, le Cimmérien et le Kujalnikien, il se termine en Géorgie par le Gurien. Les coupes présentées, datées du Cimmérien ($Cm_{1-2-3}$) et du Kujalnikien ($Kl_{1-2}$) (Pliocène moyen et supérieur) sont les équivalents du Plaisancien et de l'Astien dans l'échelle stratigraphique méditerranéenne.

Au Pliocène, on observe la multiplicité des espèces et des formes : les variations portent sur des caractères taxinomiques d'ordre spécifique donnant de nombreux variants morphologiques ; mais la structure de la charnière des trois genres *Congeria*, *Dreissena* et *Dreissenomya* n'est pas affectée par l'évolution.

Quelques espèces actuelles de Dreissénidés ont survécu, colonisant différents biotopes dans de nombreuses régions du globe grâce à leurs facultés d'adaptation et de migration.

## I - LITHOLOGIE

Ces dépôts correspondent à une sédimentation en zone littorale. Les études sédimentologiques ont montré que les couches à *Mokvicardium* ($Cm_1$) présentent un faciès analogue à celui de l'horizon d'Azov (Crimée), relativement plus profond et moins dessalé que les couches de Duab ($Cm_{1-2-3}$) qui les surmontent (fig. 3). Celles-ci présentent une récurrence de niveaux grésifiés, conglomératiques

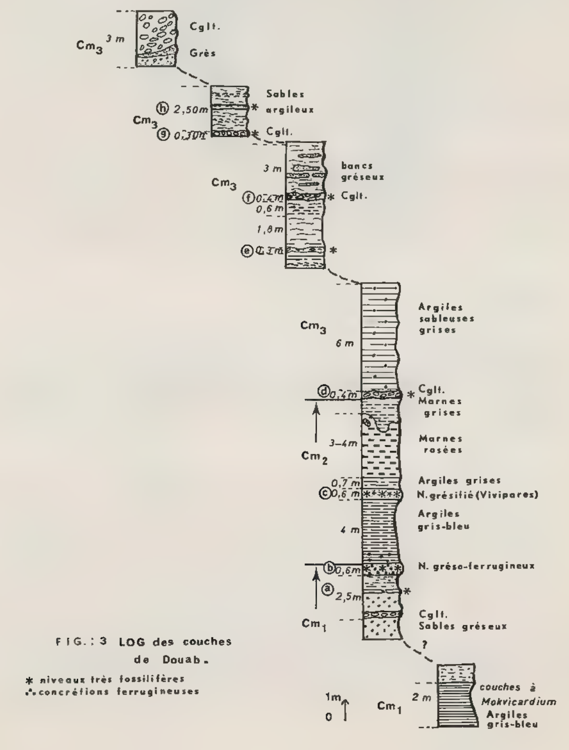



FIG. : 3 LOG des couches de Douab.

* niveaux très fossilifères
∴ concrétions ferrugineuses

et ferrugineux. L'importance des niveaux ferrugineux fossilifères est confirmée par la présence dans la coupe de Pokvechi (fig. 4) d'un niveau gréso-ferrugineux très développé ($Cm_{2-3}$) renfermant une faune très riche et de très grande taille. Il a été établi que le fer provient du lessivage de sols latéritiques et du dépôt des solutions dans des bassins de faible profondeur (KVALIACHVILI, 1963). L'origine de cette formation est identique à celle de Crimée qui produit un important horizon de minerai de fer (MALAKHOVSKI, 1971 ; JURK et al., 1972).

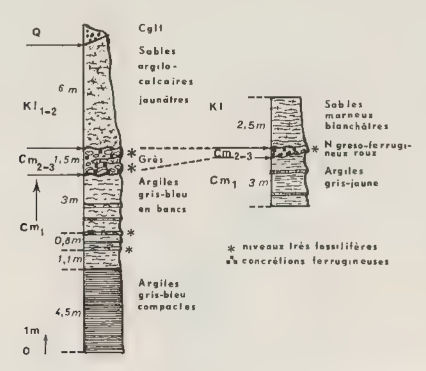



FIG. : 4 LOG de la coupe de Pokvechi.

## II - DONNEES ET PROBLEMES PALEOBIOLOGIQUES

### 1) LES COUCHES DE DUAB

Dans ces niveaux l'épanouissement des Vivipares et autres gastéropodes : *Melanopsis*, *Melania*, *Neritinidae*, *Planorbis* ainsi que des Unios indique une forte dessalure. Les Ostracodes qui constituent la seule microfaune de ces sédiments, présentent eux aussi, un complexe de formes d'eau douce confirmant le faciès très dessalé de ces couches. D'autre part, l'éclat et la coloration des tests de certains gastéropodes corroborent les données concernant la faible profondeur du bassin de Duab, déjà indiquée par la sédimentologie.

Le caractère littoral et dessalé du bassin de Duab étant établi nous pouvons aborder par quelques exemples pris chez les Lamellibranches (*Limnocardiidae* et *Dreissenidae*), certains problèmes montrant l'originalité et la diversité de l'évolution.

a) Un exemple de modalité d'évolution distincte chez deux genres de Limnocardiidés voisins.

On constate que chaque genre de Limnocardiidés réagit différemment aux facteurs du milieu, se diversifie suivant des modes évolutifs qui lui sont propres.

C'est ainsi que le groupe des *Prosodacna* et *Pachydacna*, toujours associé à des formes d'eau douce, est prépondérant dans la faune de Duab. Il présente une très grande diversité de variants morphologiques géographiquement localisés. L'ornementation du test, entre autres, varie d'une structure lisse à costulée. Les *Pachydacna* se diversifient en conservant un test de taille moyenne, alors que les *Prosodacna* évoluent vers des formes au test épais atteignant de grande taille. La comparaison avec divers gisements montre que la variabilité du groupe s'accentue avec la dessalure du milieu. Ce phénomène est depuis longtemps connu dans les souches à *Psilodon* de Roumanie (GILLET, 1943).

b) Récurrence homéomorphique d'une structure costale.

Un autre genre, *Prionopleura*, proche des *Pachydacna* et *Prosodacna* par la charnière, présente un type particulier de costulation et d'ornementation. Cette structure de côte possède l'intérêt d'apparaître dans l'évolution des Cardiidés, au cours du Mio-Pliocène, comme un leitmotiv.

Nous la connaissons en effet chez *Cardium fittoni* d'Orb. au Miocène supérieur, chez *Caladacna steindachneri* Brus. au Miocène supérieur et *C. escheri* C. May. au Pliocène moyen, chez *Limnocardium ferrugineum* Brus. dans le Pontien de Hongrie et nous la retrouvons ensuite chez *Prionopleura*, genre connu uniquement dans la Paratéthys orientale à l'époque cimmérienne.

Les lignées évolutives des formes citées étant connues, des études paléoécologiques précises des différents milieux auxquels elles appartiennent, permettront d'apprécier les facteurs qui conditionnent l'apparition de cette homéomorphie.

c) Des modes de variabilité morphologique, secondaire et spécifique chez les Dreissénidés.

Les *Dreissenidae* qui ont trouvé dans les bassins de Duab des conditions favorables, se sont développées avec exubérance et ont diversifié de nombreuses formes.

Au sein du genre *Congeria*, se distingue un groupe de grande taille de type *Congeria caucasica* Sen., *C. pontoduabica* Gab. et un groupe de petites espèces de type *C. turgidopsis* Andr. Les variations morphologiques n'affectent que l'allure générale des tests, les crochets s'étirent et la dissymétrie des valves s'accentue. Le genre *Congeria* est absent des niveaux de Pokvechi et la fin des temps cimmériens voit son extinction dans le golfe de Rioni (TAKTAKICHVILI, 1973).

Chez les *Dreissena* la taille des individus reste moyenne ou même faible. Les espèces endémiques, localisées dans les niveaux de Duab ou de Pokvechi subissent exactement le même type d'évolution que les *Congeria*.

La variabilité intraspécifique qui atteint un haut degré chez les espèces de *Dreissena* comme chez les espèces de *Congeria* permet l'étude des problèmes liés à une conception populationiste de l'espèce.

Chez les formes ubiquistes et abondantes comme *Dreissena theodori* Andr., *D. angusta* Rouss., *D. inequivalvis* Desh., l'amplitude des variations morphologiques observées au cours du Cimmérien est pratiquement nulle. Ces espèces ont été plus réfractaires aux pressions du milieu.

Les *Dreissena* ont occupé un territoire vaste, indépendamment de la salinité et de la profondeur du fond marin, et ceci explique la présence des mêmes espèces dans les couches de Duab et de Pokvechi au Cimmérien et au Kujalnikien.

2) LES NIVEAUX DE POKVECHI

Le faciès correspond à un type saumâtre moins adouci que celui de Duab. Les complexes d'Ostracodes permettent de préciser la stratigraphie et les données écologiques de ces niveaux.

Le complexe d'Ostracodes du Cimmérien de Pokvechi plus pauvre que celui des couches de Duab ne présente pas de formes d'eau douce. Il se renouvelle au Kujalnikien. A l'hégémonie au $Kl_1$ de la famille des *Cytheridae* à affinités marines, se substitue au $Kl_2$ celle de la famille des *Cyprididae*, formes d'eau douce, dans un complexe d'Ostracodes appauvri (VEKUA, 1972). La malacofaune confirme les données de la microfaune, les formes d'eau douce (Unios et Vivipares) sont, surtout au Cimmérien, peu ou pas représentées.

La présence de fer dissous dans les eaux du bassin semble avoir apporté aux organismes des conditions particulièrement favorables à leur développement.

En effet, dans les niveaux cimmériens, les différentes formes de Limnocardiidés ont un test très épais et de grande taille. L'épanouissement de cette faune exubérante marque aussi l'épuisement des possibilités évolutives des lignées qui ne survivront pas au-delà du Cimmérien.

La transgression kujalnikienne provoque un net appauvrissement de la faune. La taille des individus se réduit : les espèces de **Dreissena**, du groupe **D. rostriformis** Desh., se multiplient mais leurs dimensions se réduisent.

Le renouvellement de la faune nous montre un autre aspect de l'évolution. Lorsque les **Dreissena** occupent, en se diversifiant par radiation adaptative, les biotopes laissés vacants par la disparition de nombreux genres de Limnocardiidés, l'équilibre est de nouveau atteint.

## III - CONCLUSIONS

L'histoire du golfe de Rioni au Pliocène montre qu'il n'y a pas eu un changement brusque de la salinité mais des variations dans les teneurs quantitatives et qualitatives de sels dissous dans les eaux fortement adoucies du "lac-mer".

Le caractère progressif de ces variations et des autres données hydrologiques a donc évité des modifications brutales des faunes, mais a déterminé leur adaptation aux conditions nouvelles (DAVITACHVILI, 1933).

De plus, la connaissance précise de la stratigraphie et de la paléoécologie de la Paratéthys orientale permet de restituer avec exactitude la succession des faunes et de suivre les lignées phylétiques pendant tout le Pliocène.

Enfin nous pouvons comparer ces observations aux phénomènes analogues d'adaptation des populations actuelles de **Cardium edule** L. peuplant les zones margino-littorales du golfe du Lion.

La synthèse des données ainsi réunies permet d'envisager des corrélations précises portant sur les modalités de l'évoltuion des faunes de lamellibranches en milieu saumâtre, tant dans le Pliocène de la Paratéthys, que dans les formations équivalentes de l'Europe occidentale.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ANDRUSSOV N.I., 1961, 1963, 1964. - Recueil de Travaux. - **Izdat. Akad. Nauk. S.S.S.R.**, Moskva, **1, 2, 3.**

DAVITACHVILI L.C., 1933. - A propos de la division stratigraphique de l'étage cimmérien. - **Bull. Soc. Nat., Sec. géol.**, Moscou, 11 (4), p. 368-384

DAVITACHVILI L.C., 1970. - Variabilité des organismes au cours des temps géologiques. - **Akad. Nauk. gruz. S.S.S.R., Inst. Paleobiol.**, 255 p.

EBERZIN A.G., 1940. - Pliocène moyen et supérieur de la Mer Noire. - In Stratigraphie de l'U.R.S.S., **12**, Le Néogène d'U.R.S.S., Moskva, **Izdat. Nedra**, p. 477-562.

EBERZIN A.G., 1947, 1951, 1959, 1962, 1967. - Cardiidés saumâtres du Pliocène d'U.R.S.S. **Trud. Inst. paleontol., Akad. Nauk. S.S.S.R., Moskva**, 13, 31, 74, 92, 112.

GABUNIA L.K., 1953. - Essai d'étude des mollusques du Pliocène moyen de Géorgie occidentale. - **Trud. sek. Paleobiol. Akad. Nauk. gruz. S.S.R.**, 1.

GILLET S., 1943. - Les limnocardiidés des couches à Congéries de Roumanie. - **Mem. Inst. Geol. Romania**, 4, Bucuresti, 116 p., 6 pl.

JURK JU. JU., LEBEDEV JU. S., KIRITCHENKO O.M., 1972. - Les aspects paléogéographiques de la minéralisation des couches du bassin cimmérien de la Mer Noire et d'Azov. - **Geol. uzberej. idna Tchorn. Azov. moriv. u mej. ukr. R.S.R., Mij vid. resp. nauk zb.**, 5, n° 3-9

KVALIACHVILI G A., 1963. - A propos de la formation des sédiments cimmériens de Géorgie occidentale. - **Akad. Nauk gruz. S.S.R., Trudy Inst. Paleobiol.**, 8, p. 35-41.

MALAKHOVSKI V.F., 1971. - La paléogéographie du Sud de la R S S. d'Ukraine au Pliocène. - **Nautch. Tr. Vses. Inst. mineral. Resurs.**, n° 4, p. 38-51.

MTCHEDLICHVILI N.D., 1963. - Flore et végétation cimmériennes à partir des données de l'analyse palynologique. - **Akad. Nauk gruz. S.S.R., Inst. Paleobiol.**, 196,p., 16 pl.

TAKTAKICHVILI I.G., 1973. - Les Dreissenides pliocènes de Géorgie occidentale. - **Akad. Nauk gruz. S.S.R., Inst. Paleobiol.**, 150 p., 21 pl

TCHELIDZE G.F., 1964. - Pliocène, in Géologie de l'U.R.S.S., 10, R.S.S. de Géorgie, part. I, Description géologique. - **Izdat. Nedra, Moskva**, p. 308-324.

VEKUA M L., 1972 - Les Ostracodes des couches cimmériennes et kujalnikiennes d'Abkhazia et leur signification stratigraphique. - Compte rendu thèse par l'auteur. - **Akad. Nauk gruz. S.S.R.**

# ECOLOGIE DES MOLLUSQUES DE LA LAGUNE DE FADIOUTE (SENEGAL) ET DE SON HOMOLOGUE FOSSILE DE MBODIENE (5500 ANS AVANT NOS JOURS)

par Pierre ELOUARD (1)


## RESUME

La lagune de Fadioute est située entre une mangrove et un cordon littoral. Elle reçoit de l'eau douce par les marigots et de l'eau salée par une large ouverture dans le cordon littoral.

La faune largement euryhaline, est adaptée à des grandes variations de salure (15 à 40/l ) et à une eau chaude (25° environ).

Les espèces de mollusques les plus riches en individus sont **Arca senilis**, **Gryphea gasar** et **Tympanotonus radula**. La localisation de ces espèces dans la lagune est fonction de l'apport d'eau douce (**Gryphea gasar**) ou de l'agitation des eaux. **Arca senilis** a besoin d'un brassage de l'eau, tandis que **Tympanotonus radula** se développe dans les eaux calmes. Ainsi l'étude de détail montre que le biotope de ces espèces est différent quoique l'entraînement par les eaux de coquilles mortes et leur accumulation en cordons les associent.

C'est cette association que l'on retrouve à Mbodiène où l'observation des coquilles permet de reconstituer l'existence d'une lagune identique à celle de Fadioute.



## SUMMARY

Fadioute lagoon spreads between mangrove and a barrier beach. It receives fresh water from the rivers and salt water from a large gap into the barrier beach.

The fauna fully euryhalin is adapted to great variations of salinity (15 to 40 g/l) and to a warm water (about 25°).

The most prolific species of mollucs are **Arca senilis** L., **Gryphea gasar** ADAN. et **Tympanotonus radula** L. The localization of the species in the lagoon depends of the bringing in of fresh water (**Gryphea gasar**) or of the heaving of the water. **Arca senilis** L. needs a chrun of the water, while **Tympanotonus radula** L. lives in quiet waters. So a detailed work shows that the biotope of this species is different though the drawing by the water of this dead shells and their accumulation associate them.

It's that association that we find at Mbodiène where the observation of these shells allows to reconstitute the existence of a lagoon identical with Fadioute one.


---

(1) Département des Sciences de la Terre - 43 Boulevard du 11 Novembre - 69621 Villeurbanne.

## I - LAGUNE DE FADIOUTE

### 1) CONDITIONS GEOGRAPHIQUES

La lagune de Fadioute est située à 90 km au S.E. de Dakar, le long de la côte atlantique. Elle doit son existence à l'invasion marine de deux fleuves fossiles à embouchures contiguës, le marigot de Nbissel et celui de Fadioute, et, à l'ensablement progressif du littoral au droit de ces marigots.

Par ces ensablements, dus à la dérive littorale et à l'apport de sédiments de l'intérieur en saison de pluies, se créent des hauts-fonds qui définissent la lagune et en font une entité. Les fortes pluies d'hivernage (800 mm en juillet, août, septembre) diminuent la salure de l'eau de la lagune. L'évaporation en saison sèche (mars, avril, mai, juin) crée des tendances à la sursalure dans les zones proches de la mangrove.

La température de l'eau oscille autour de 25° et peut atteindre presque 30° dans les flaques ensoleillées. Les marigots et leurs affluents sont bordés de palétuviers qui constituent une barrière végétale appelée mangrove à la limite du continent et de l'océan.

En avant de la mangrove, un cordon littoral coupé par les marigots, forme les seules terres émergées en permanence. Là se sont implantés les villages de Joal et Fadioute (fig. 1). L'île du cimetière de Fadioute a probablement également pour origine un cordon littoral mais celui-ci, recouvert par les kjökkenmöddings de 1000 ans et peut-être davantage, n'est pas visible. Les marigots se poursuivent en mer par des chenaux profonds de 1 à 2 m en basses eaux et des zones qui, soit émergent, soit constituent des hauts-fonds à marée basse (fig. 1).

La vie dans la lagune est très abondante. Cela s'explique par l'ensoleillement et l'arrivée de particules alimentaires par les marigots. Certaines espèces se développent exceptionnellement dans ce milieu particulier. La plus spectaculaire de ces espèces est *Arca senilis* L. ou "pagne" dont les habitants de Fadioute se nourrissent et font leurs maisons et leurs chemins. Les coquilles servent également à agrandir l'île au fur et à mesure que se développe la population.

### 2) REPARTITION DES SEDIMENTS

Nous avons vu qu'il existait un cordon littoral, bien visible à l'W de Joal, et recouvert de dunes littorales basses, peu importantes. On constate un démantèlement de ce cordon dans la zone embouchure des deux marigots qui font jonction. Il subsiste cependant des témoins dont l'un nettement visible à marée basse est recouvert aux hautes-eaux (fig. 1 et 2). Le cordon littoral reprend au Sud des deux marigots. En avant du cordon littoral, existent des zones sableuses coupées par des chenaux. Les bancs du large, émergeant ou subaffleurant à marée basse, sont également sableux (fig. 1 et 2).

La plupart des zones qui émergent à marée basse en arrière du cordon littoral ou dans la zone de démantèlement de celui-ci semblent beaucoup moins sableuses. On distingue un sable chargé en vase et en débris organiques dans la plupart des cas. L'envasement paraît cependant plus grand à l'W du cimetière et dans le chenal méridional entre un ancien cordon littoral et l'actuel (fig. 2). En bordure du cimetière, il s'agit d'une zone fortement thixotropique en avant de la mangrove. Selon M. EMERIT (1960) la teneur en argile de la zone bordière des palétuviers ne serait pas différente de celle des zones indurées découvrant à marée basse. La différence de comportement physique s'expliquerait par un retrait des eaux moins important près des palétuviers par suite de la présence de racines et de divers colloïdes d'origine végétale.

Le sable argileux n'est généralement pas épais. Il recouvre une accumulation de coquilles. M. EMERIT notait déjà une épaisseur générale de 10 à 15 cm (1960). Des tranches effectuées dans la zone de la passerelle de Fadioute, le long du marigot, donnent la coupe générale suivante :

- 0 à 0,20 m - Sable argileux fin noir à très rares débris de coquilles.
- 0,20 à 0,40 m et au-delà - Accumulation de coquilles d'*Arca senilis* L., *Tagelus angulatus* SOW., *Dosinia isocardia* DUNK., *Tellina nymphalis* LMK., *Gryphea gasar* ADANSON et *Diplodonta diaphana* GM.

Dans la plupart des cas, les valves sont en connexion, les coquilles sont peu roulées. Le long du marigot de Joal la couche de sable vaseux n'a que 10 cm d'épaisseur. Par contre au-delà de la passerelle, sur 0,50 m on peut observer un sable argileux renfermant des coquilles appartenant aux espèces de mollusques citées dans la coupe précédente.

A l'affleurement, il existe un cordon de coquilles le long du marigot de Nbissel (fig. 2). Il est formé par l'accumulation de coquilles d' *Arca senilis* L. essentiellement. Mais on retrouve associées les espèces classiques citées précédemment. Les coquilles ont généralement leur valve en connexion et ne sont pas usées. Il y a donc un léger déplacement des coquilles après la mort des animaux. Il y a reprise par les eaux courantes et formation de cordons coquilliers en certains points.

Il paraît utile de reprendre ici la notion d'énergie définie par W.J. PLUMLEY et al. (1962) adoptée par B.H. PURSER (1971) et de l'appliquer à la notion de dépôt de sable et d'argile en zone littorale.

On peut parler de **basse énergie** lorsque l'énergie de l'eau est insuffisante pour transporter des particules sédimentaires. Ceci se produit au point de rencontre de deux courants ou dans les zones d'extension maximale du flux. L'**énergie modérée** est l'énergie nécessaire au transport des sables les plus gros mais permettant le dépôt des sables fins à moyens et de particules argileuses. Enfin la **haute énergie** ou énergie forte est nécessaire au transport d'un sable mais permet le dépôt de coquilles brisées voire de coquilles entières.

Ainsi pour le problème qui nous occupe, la formation de cordons de coquilles est liée à une haute énergie due à l'écoulement des eaux dans les chenaux lors du retrait de la mer à marée descendante. Ces cordons déterminent, en arrière, des zones d'énergie modérée, où s'accumule le sable vaseux tel qu'il est actuellement dans la lagune inter-marigots à l'W du village de Fadioute (fig. 2).

La tranchée, effectuée en amont de la passerelle de Fadioute, a rencontré un de ces cordons correspondant à une période de la lagune plus ancienne où l'océan Atlantique s'avançait plus à l'Est déterminant une zone d'extension des arches plus orientale (il est possible que l'île du Cimetière ait été cordon littoral à cette même époque).

Des zones de basse énergie existent à la rencontre de deux courants ou dans des zones où la vitesse du courant s'annule à un stade donné de la montée ou du retrait des eaux. En arrière de la mangrove, une zone d'absence de courant à peu près totale peut exister. Elle est caractérisée par la présence d'une pellicule organique fine.

### 3) REPARTITION VERTICALE DES ESPECES RECONNUES

#### a) Dans la lagune (fig. 4)

Certaines espèces sont associées à la mangrove. *Littorina angulifera* LMK. vit sur les rhizophores des palétuviers au-dessus de la ligne des hautes-eaux du côté opposé au soleil (face inférieure du rhizophore). Il se nourrit de micro-organismes qu'il broute à la surface des palétuviers (J. MARCHE-MARCHAD, 1967). *Gryphea gasar* ADANSON vit également sur les rhizophores mais dans l'étage intertidal. *Tympanotonus radula* L. vit en arrière de la mangrove ou dans l'interruption de celle-ci sur du sable vaseux à recouvrement d'une pellicule organique.

Entre la mangrove et le chenal du marigot, existe souvent une zone de faible pente généralement découverte à marée basse. C'est le cas le long du marigot de Fadioute et de son affluent, le marigot de Joal. Cette zone est le domaine d' *Arca senilis* L. qui vit enterrée mais subaffleurante dans le sable argileux.

Trois tranchées pratiquées le long du marigot de Joal et le long du marigot de Fadioute en amont et en aval de la passerelle ont donné les biozones suivantes :

- 0 à 0,05 m - *Arca senilis* L. en une seule couche, chaque individu dressé sur le côté, la partie postérieure affleurant légèrement.

- 0,05 à 0,15 m - *Tellina nymphalis* LMK. dressé dans la même position que *Arca senilis* L. mais nettement plus enfoncé.

- 0,15 à 0,25 m - *Tagelus angulatus* SOW. dressé, partie postérieure vers le haut.

Ainsi chaque lamellibranche vit à une profondeur différente mais fait remonter son siphon jusqu'à la surface du sédiment. La biozone à *Arca senelis* L. peut renfermer également *Dosinia isocardia* DUNK. et *Diplodonta diaphana* GM. à condition que la proportion de vase soit peu importante. La biozone à *Arca senilis* L. est à cheval sur l'étage intertidal et l'étage infratidal supérieur.

En descendant vers les chenaux des marigots dont la profondeur est de 1 à 2 m en-dessous de la ligne des basses-eaux, on retrouve *Arca senilis* L. vivant à ces profondeurs et supportant une mise en eau constante. Il peut vivre dans la partie centrale du chenal s'il n'y a pas trop de courant.

En bordure de la zone intertidale, sur les rives sablo-vaseuses vit le crabe violonneux (*Uca tangeri*) en très grand nombre d'individus.

b) En bordure de mer

Le long du littoral, face au large, la côte est sableuse et rectiligne. Elle est marquée par l'existence d'une barre due à des hauts-fonds de sable qui déterminent un chenal le long du littoral. Signalons en passant la présence d'un crabe jaune (*Ocypode cursor*) qui fait des terriers dans l'étage supratidal.

L'étage intertidal est peuplé par *Donax rugosus* L., lamellibranche fouisseur enfoncé de quelques centimètres (2 à 3) dans le sable. La partie inférieure de ce même étage est parcourue par *Terebra micans* HINDS légèrement ensablé et faisant un sillon dans le sable.

Le chenal, généralement peu profond (2 à 3 m), renferme de nombreux pagures (*Pseudopagurus granulimanus*) et quelques lamellibranches du type *Pitaria tumens* GM. et *Mactra glabrata* L.

Les bancs de sable au large du chenal émergent ou sont subaffleurants à marée basse. Ils renferment une faune de gastéropodes de l'étage intertidal ou infratidal supérieur, principalement cantonnée sur la pente du banc proche de l'océan. Ces gastéropodes sont très légèrement enfouis, le plus souvent repérables par une petite bosse au-dessus de la zone sableuse. Citons : *Marginella monilis* L., *Clavatula aculeiformis* LMK., *Olivella pulchella* DUCLOS, *Terebra senegalense* LMK., *Natica collaria* LMK., et parfois *Persicula cingulata* DILLWYN. *Olivella pulchella* DUCLOS peut s'enfoncer plus profondément que les autres. Sa présence est détectée par un petit trou en surface. Dans les mêmes conditions, mais souvent au-dessus du banc, vit le lamellibranche *Tivela bicolor* GRAY.

Au-delà du banc de sable, vers l'océan, on trouve la biozone à *Pitaria tumens* GMELIN, *Mactra glabrata* L., *Cardium costatum* L. Ces espèces sont caractéristiques de l'étage infratidal supérieur des côtes sableuses rectilignes. Vivant également dans l'étage infratidal mais un peu plus profondément, on trouve des gorgones fixées sur des coquilles de lamellibranches et supportant des *Avicula atlantica* LMK.

Là où existent des herbiers (*Zostera nana*) particulièrement face à la lagune de Fadioute, on trouve *Colombella rustica* L., *Conus papilionaceus* HWASS et au-delà de l'herbier *Cymbium probosidale* LMK., *Cymbium porcinum* LMK., et *Murex hoplites* P. FISCH. Les trois dernières espèces ainsi que *Conus papilionaceus* Hwass peuvent pénétrer dans la lagune.

4) REPARTITION HORIZONTALE DES ESPECES RECONNUES

La répartition horizontale des espèces reconnues paraît essentiellement liée à la nature du sédiment (fig. 2 et 3). Mais nous avons vu une relation directe entre la granulométrie (donc la nature) du sédiment et l'énergie de l'eau. Suivant les secteurs de la lagune, l'eau a plus ou moins de courant et véhicule des sédiments de taille plus ou moins importante. L'agitation de l'eau est un facteur de brassage des sédiments mais aussi de transfert des particules alimentaires et d'oxygénation. Il est donc peut-être plus fructueux pour les études des mollusques de considérer l'énergie déployée plutôt que le sédiment. On va donc définir les espèces animales de milieux à haute énergie, à énergie modérée et à basse énergie.

a) Les espèces de milieu à énergie modérée

*Arca senelis* L., *Tellina nymphalis* LMK. et *Tagelus angulatus* SOW. vivant dans le même biotope à des profondeurs différentes sont dans des zones de la lagune largement ouvertes aux eaux ayant une certaine agitation et un renouvellement important. Leur alimentation se fait au moyen de siphons qui aspirent l'eau dans la lagune (J.M. PERES, J. PICARD, 1964). Celle-ci doit être riche en particules alimentaires et son apport doit être renouvelé. La jonction des courants de descente des marigots et de montée des eaux marines provoque cet apport privilégié dans la zone de confluence. En annexe de ce phénomène le temps de mer étale va faciliter les précipitations de vase d'où un apport d'argile dans le sable à *Arca senilis* L.

La présence d'*Arca senilis* L. dans des milieux relativement envasés et dans des chenaux de marigot montre bien que, plus que le sédiment, c'est un certain renouvellement de l'eau correspondant à des écoulements à énergie modérée qui constituent le facteur de développement.

C'est à peu près dans le même biotope, dans des flaques d'eau ou mares qui demeurent à marée basse que vit *Bullaria adansoni* PHILIPPI. Le sable est donc un peu plus vaseux. L'animal se repère par la trace laissée par sa progression et la petite bosse que l'on observe au-dessus du substrat.

Dans la lagune de Fadioute, *Dosinia isocardia* DUNKER est difficile à repérer et à situer dans son milieu de vie. Il figure pourtant en très grand nombre dans les cordons de coquilles d'*Arca senilis* L. particulièrement dans le Nouakchottien (7000-4000 ans avant nos jours) où les terrasses à *Arca senilis* L. devraient parfois être plutôt désignées comme terrasses à *Dosinia isocardia* DUNK. Il semble avoir à peu près le même biotope qu'*Arca senilis* L. avec cependant des tolérances à l'envasement moins grandes. *Dosinia isocardia* DUNK. a été observé en marge des zones à *Arca senilis* L. enfoncé à quelques centimètres de profondeur. Il paraît exiger une agitation de l'eau tout en vivant dans des zones peu exposées au bris des vagues.

En bordure du marigot de Fadioute dans une zone à courants un peu plus forts que ceux de la zone *Arca senilis* L. s'aligne *Marginella amygdala* KIENER. On peut se demander si le biotope de cette espèce correspond à celui de *Marginella monilis* L. que nous verrons plus loin ou s'il est quelque peu différent.

Il semble bien que *Gryphea gasar* ADANSON ait des exigences alimentaires et énergétiques du même type que celles d'*Arca senilis* L. De plus les huîtres en général sont réputées pour provoquer des envasements par rejet des particules sédimentaires absorbées (RANSON, 1951). Elles se fixent naturellement sur les rhizophores des palétuviers du type *Rhizophora* dans la zone intertidale.

Elles sont donc alimentées par les courants de flux et de reflux. Il semble d'ailleurs, comme nous le verrons plus loin, que le facteur chimique intervienne particulièrement pour ces animaux. Les parcs à huîtres créés par les ostréiculteurs sont placés à proximité de la mangrove dans des zones de confluence de marigot découvrant à marée basse.

En bordure de mer, à l'W de Joal, dans la zone intertidale sur la plage, face à l'océan, on retrouve un niveau à énergie modérée. Deux mollusques y sont largement représentés. Ce sont *Donax rugosus* L. et *Terebra micans* HINDS. *Donax rugosus* L. vit enfoncé dans le sable à très faible profondeur. *Terebra micans* HINDS est très légèrement enfoui. Il forme une bosse très petite au-dessus de l'estran et crée un sillon provoqué par son déplacement. Des individus d'*Arca senilis* L. ont été observés dans les laisses de mer, mais jamais vivants contrairement à l'affirmation de R. SOURIE (1957).

Un problème est posé par la présence de *Cardita tankervillei* WOOD et *Iphigenia laevigata* GMELIN en bordure des lambeaux de cordon littoral situés au Sud du marigot de Nbissel. En effet, dans le chenal au Sud du lambeau le plus important, on trouve de très nombreux *Iphigenia laevigata* GM. dans les chenaux entre les zones d'accumulation des sargasses. *Iphigenia laevigata* GM. vit légèrement enfoncé dans le sable vaseux. Il semble avoir un biotope comparable à celui de l'arche et appartenir à une biozone peut-être un peu plus marine aux exigences énergétiques légèrement plus élevées. Il faudrait cependant d'autres observations. Cette espèce n'était d'ailleurs pas signalée au Nord de la Casamance (NICKLES, 1950). Elle a été observée, cependant, dans le Nouakchottien de Rao (région de Saint-Louis du Sénégal). *Cardita tankervillei* WOOD observé dans cette même zone n'est peut-être pas tout à fait en place bien que de nombreux individus aient été vivants. Ils paraissaient entraînés par le courant de marée montante le 11 décembre 1972, ceci d'autant plus facilement que des sargasses étaient fixées sur les coquilles. Il est possible que *Cardita tankervillei* WOOD appartienne habituellement à l'étage infratidal supérieur en avant de l'herbier, peut-être dans une zone riche en sargasses.

b) Les espèces de milieu à basse énergie

Il semble bien que le biotope de **Tympanotonus radula** L. soit très différent de celui d'**Arca senilis** L. et que l'on doive opposer ces deux mollusques par leur habitat. **Tympanotonus radula** L. est un cérithidé qui se déplace sur le sol de l'étage intertidal sous une faible pellicule d'eau. Il se nourrit grâce à la pellicule organique qui se dépose sur ce sol en eau stagnante. Il pullule donc dans les zones où le flux vient mourir, principalement en arrière de la mangrove. C'est typiquement un animal de milieu à basse énergie.

Il semble que **Tympanotonus fuscatus** L. soit adapté à des milieux à énergie modérée. Son milieu de vie se rapprocherait plus de celui d'**Arca senilis** L. On ne le trouve pas cependant dans la lagune de Fadioute. Il paraît inopportun de lier la présence de ces deux espèces à une hauteur d'eau (L. BINDER, 1962), celle-ci n'intervenant que dans la mesure où elle est liée à un courant.

c) Les mollusques de milieu à haute énergie

Ces animaux sont nécessairement liés à l'habitat sableux où un brassage important s'opère permettant le dépôt du sable et le transport des particules plus fines. Ce sont des zones de forte oxygénation que l'on va trouver le long des bancs de sable en avant de l'estran ou dans le couloir d'entrée de la lagune.

Un lamellibranche est représenté sur les bancs de sable au large de la plage, c'est **Tivela bicolor** GRAY. Il se trouve donc ici dans l'étage intertidal puisque ces bancs découvrent à marée basse.

Nous avons vu dans la répartition verticale, un ensemble de petits gastéropodes vivant sur les bancs de sable découvrant à marée basse, en avant de la plage. Il s'agit de **Marginella monilis** L., **Clavatula aculeiformis** LMK., **Olivella pulchella** DUCLOS et **Terebra senegalense** LMK. Notons que ces espèces vivent essentiellement en bordure du banc de sable du côté du chenal et non du côté océan. En outre, elles gîtent tout autour d'un petit banc dans le même chenal face à l'embouchure du marigot de Fadioute. **Persicula cornea** LMK., observé à l'embouchure du marigot de Fadioute, en bordure d'un haut-fond de sable paraît avoir un biotope identique.

**Terebra senegalense** LMK. pénètre dans la lagune puisqu'on le retrouve tout autour d'un îlot de sable découvrant à marée basse entre les deux marigots. En réalité, il ne gîte d'ailleurs pas tout autour mais seulement du côté océan, symétriquement des mollusques du banc marin par rapport au chenal.

Il serait intéressant de voir si **Terebra senegalense** LMK. a un biotope quelque peu différent de **Terebra micans** HINDS ou une répartition plus large.

Dans la répartition verticale ont également été citées les espèces infralittorales vivant généralement face à l'océan au-delà du banc de sable en avant de la plage. C'est l'étage à **Pitaria tumens** GMELIN où l'on trouve **Mactra glabrata** L. et **Cardium costatum** L. Il arrive que **Mactra glabrata** L. et **Pitaria tumens** GM. pénètre dans le chenal face à l'estran de Joal.

Il n'est peut-être pas nécessaire de rappeler les espèces de cette même zone vivant dans l'herbier ou à proximité de celui-ci. Elles ont été citées dans la répartition verticale. Signalons ici que **Conus papilionaceus** HWASS fait des incursions dans la lagune là où s'accumulent les algues. C'est un animal qui ne néglige nullement l'étage intertidal quoique son habitat soit généralement infratidal très supérieur. **Murex hoplites** P. FISCH pénètre également dans la lagune par les marigots où il est ramassé par les habitants.

**Radiorotula orbiculus semisol** BLAINV. est un petit oursin plat de la famille des rotalidés. Il n'a pas été observé vivant mais sa thèque, très fragile, a été trouvée en abondance en parfait état, échouée le long de bancs de sable face à l'océan. Son milieu de vie est donc l'océan proche de la lagune à l'étage infratidal supérieur. A l'état fossile, il est toujours lié à des sables à stratifications entrecroisées (P. ELOUARD, 1968).

d) Les prédateurs

Ils sont peut-être moins sensibles aux conditions énergétiques mais plus liés aux espèces dont ils se nourrissent.

Le plus lagunaire de tous est **Semifusus morio** L. que l'on trouve toujours dans le biotope d'**Arca senilis** L. se déplaçant à la surface de la vase. Son nombre est toujours restreint par rapport à celui des arches (densité de un tous les 2 ou 3 $m^2$). Les natices paraissent avoir une répartition assez bien définie suivant les espèces. **Natica marochiensis** GM., selon sa réputation (MARCHE-MARCHAD, 1967), paraît la plus lagunaire de toutes avec son habitat au pied des mangroves dans la zone à **Semifusus morio** L. Les autres natices paraissent liés à des courants d'eau importants, marigots ou déferlement des vagues. **Natica fulminea** GM. a toujours été observé sur des zones sableuses le long du marigot de Fadioute et en bordure de hauts-fonds de sable émergés à marée basse. **Natica collaria** LMK. a été récoltée sur les hauts-fonds émergés à marée basse dans l'océan ou face à celui-ci.

Un prédateur important est le pourpre (**Thais haemastona** L.) connu comme animal de rocher ; il avait été signalé par M. NICKLES (1950) comme pouvant vivre dans les lagunes. On peut se demander s'il s'agit de la même espèce car la spire est plus élevée mais le polymorphisme de la coquille rend l'étude difficile. Une très grande quantité de ces animaux a été observée collées aux piliers de la passerelle de Fadioute. Ce fait milite en faveur d'une seule et même espèce.

5) DESSALURE ET SURSALURE

Nous avons vu que la salure de l'eau de la lagune était variable en fonction de l'apport d'eau douce à la saison des pluies (800 mm en juillet, août et septembre) et de l'évaporation importante (2,50 m à 3,00 m par an) maximale en avril, mai et juin (température de 30 à 40°).

On pouvait se demander si la répartition des mollusques dans la lagune n'était pas liée à des salures différentes. Mais il faut remarquer que l'apport d'eau douce n'est pas continuel. Le caractère de cette lagune n'est donc pas une zonation hydrochimique dans l'espace mais une variation très grande dans le temps. Les espèces vivant dans la lagune vont donc être caractérisées avant tout par une grande adaptation.

Deux espèces retiennent particulièrement l'attention. Ce sont **Gryphea gasar** ADANSON et **Tympanotonus radula** L.

Les gryphées sont bien connues comme peuplant les estuaires. Il a été établi que les espèces européennes et américaines avaient des exigences strictes de salinité et température pour l'émission de produits génitaux et le développement de l'huître après fixation de la larve. On estime que la densité de l'eau nécessaire au développement de la portuguaise (**Gryphea angulata**) (RANSON, 1951) est de 1015 à 1020. La température nécessaire à l'émission des produits génitaux serait de 15 à 25° pour cette même espèce.

Les températures de la lagune de Fadioute tournent autour de 25°. La salinité de l'ordre de celle de l'océan (35 g/l en moyenne) peut s'abaisser considérablement à la saison des pluies (mesures non publiées). Le chiffre de 15 g/l n'aurait rien de surprenant, et certaines zones de la mangrove peuvent avoir des salures allant jusqu'à 40 g/l. Ainsi, on voit une adaptation de la gryphée avec des exigences particulières à certains stades du développement et une tolérance très grande dans son ensemble.

Les **Tympanotonus** ont la réputation de caractériser les milieux dessalés. Les géologues font de **Potamides** le fossile de faciès caractéristique d'une dessalure. Or au Nouakchottien, **Tympanotonus fuscatus** L. est souvent associé à **Arca senilis** L. Il était donc intéressant d'observer les conditions de vie actuelle des deux espèces sénégaliennes **Tympanotonus fuscatus** L. et **Tympanotonus radula** L.

A Fadioute, nous avons observé **Tympanotonus radula** L. dans la mangrove au pied du cimetière. A priori on pouvait croire possible l'existence de petites sources d'eau douce liées à une nappe phréatique dans les kjökkenmöddings. Or une mesure de salinité (analyse chimique) faite en décembre 1972 indiquait une salure de 40 g/l.

Il paraît utile de rapprocher cette mesure des mesures faites en décembre 1971 dans le fleuve Sénégal au Sud de Saint-Louis à proximité de l'Hydrobase. Le fleuve coule parallèlement à l'océan en arrière du cordon littoral. La présence de **Tympanotonus radula** L. dans le fleuve à cette époque de l'année surprend. Une mesure faite au moyen d'un ohm/mètre indique pour le fleuve une salinité de 3,5 g/l. Cependant une mesure faite sur le fond au niveau des **Tympanotonus** indique une salinité de 13,1 g/l. Cette différence s'explique par la proximité de l'océan et l'existence d'un biseau salé avec interface au niveau des terrasses à **Tympanotonus**.

L'ensemble de ces mesures montre que **Tympanotonus radula** L. supporte de très grandes variations de salinité. Cette espèce s'adapte à des sursalures et à des dessalures. Il en est de même des espèces associées. On voudrait pouvoir parler d'euryhalinité ou de polyhalinité dans des sens très larges. En fait, les espèces marines ou bien ont des exigences strictes de salinité ou ont de grandes tolérances.

Les mesures faites à Saint-Louis du Sénégal montrent également qu'il faut se méfier des conclusions hâtives et qu'il faut être sûr que les mesures faites correspondent exactement au milieu de vie des mollusques. L'expérience prouve que les eaux douces et les eaux salées se mélangent peu.

### 6) CONCLUSIONS

L'étude de l'écologie de la lagune de Fadioute entreprise dans un but de mieux connaître la paléogéographie du Nouakchottien (P. ELOUARD, 1968), pose un certain nombre de problèmes aux géologues et aux biologistes.

La relation énergie du milieu et répartition des mollusques paraît intéressante. Il y a semble-t-il un secteur de recherches pour les écologistes du littoral et des lagunes.

La différence de milieu entre **Tympanotus fuscatus** L. et **Tympanotus radula** L. semble beaucoup plus liée à des différences d'énergie qu'à d'autres facteurs.

Il ne paraît pas possible de retenir les subdivisions en milieu de vie hyperhalin, euhalin, polyhalin, etc... ni d'enfermer les mollusques dans des biotopes bien définis quant à la salinité.

Deux traits ressortent de nos observations. Le premier l'existence de mollusques aux exigences strictes, les **stenohalins** qui ne supportent que la salure marine avec ses faibles variations et des mollusques peu exigeants, les **euryhalins** qui s'adaptent à des sursalures et à des dessalures mais vivent aussi en milieu marin.

Le second est que certains mollusques (peut-être tous ?) sont exigeants à certains stades de leur développement et tolérants à d'autres.

Enfin, il y a un déplacement des coquilles après la mort de l'animal, lié à l'énergie de l'eau, ce qui va provoquer des accumulations et des mélanges. Ce sont ces mélanges de faunes dans les laisses de mer qui ont pu faire croire à R. SOURIE (1954) à la présence d'**Arca senilis** L. le long du littoral de Joal.

Cette étude montre aussi que l'observation des milieux de vie des mollusques et de dépôt après leur mort est très importante pour la reconstitution des limites de l'océan. L'observation de Mbodiène constitue un bon exemple de reconstitution du passé à partir de l'observation de la lagune actuelle de Fadioute.

## II - SITE FOSSILIFERE DE MBODIENE

Le village de Mbodiène se situe à 11 km au Nord de Fadioute sur la route de Mbour. Entre Mbodiène et la mer existe une terrasse plantée de baobabs. Au-delà de la terrasse le marigot de La Fasna est séparé de la mer par un cordon littoral à ilménite (L. HEBRARD, 1964) (fig. 5). Un cordon littoral ancien, plus petit, recouvre la terrasse sur le bord oriental du marigot.

La terrasse domine le marigot à une altitude entre + 1 et + 2 m. Elle est entaillée par des affluents du marigot de La Fasna qui donnent une coupe sur une hauteur de 0,30 m.

La coupe de haut en bas, est la suivante :

4 - 0 à 0,10 m - Sable argileux à **Arca senilis L., Dosinia isocardia** DUNK. et rares **Natica marochiensis** GM.

3 - 0,10 à 0,15 m - Sable argileux à **Tellina nymphalis** LMK.

2 - 0,15 à 0,30 m - Sable argileux à **Dosinia isocardia** DUNK.

1 - 0,30 m - - Argile sableuse compacte.

Le niveau 4 peut localement passer à un falun. Le niveau 1 peut correspondre à un apport de sable associé à une reprise de l'argile éocène du substrat. La région de Tiemassasse située 10 km plus au nord révèle la présence d'une terrasse sableuse rattachée au Nouakchottien sur un substrat d'attapulgite de l'Eocène inférieur.

L'étude de la faune du niveau 4 montre des variations latérales et la présence locale d'autres espèces de mollusques. L'ensemble faunistique est donc le suivant : **Arca senilis** L., **Dosinia isocardia** DUNK., **Tagelus angulatus** SOW., **Tellina nymphalis** LMK., **Thais haemastona** L., **Semifusus morio** L., **Bullaria adansoni** PHIL., **Natica marochiensis** GM. et **Gryphea gasar** ADAN. Cette dernière présente souvent une déformation de la valve gauche correspondant à des traces de rhizophores. Elle se trouve en outre généralement localisée.

Ainsi donc, l'existence d'une mangrove du type de celle de Fadioute est certaine. Sur les palétuviers vivaient **Gryphea gasar** ADAN., tandis que les arches étaient abondantes au pied, dans la lagune. **Tellina nymphalis** LMK. du niveau 3 est probablement du même âge que les arches mais son mode de gîte l'a conduit à descendre dans les sables inférieurs.

On peut même préciser que la terrasse de Fadioute correspond à la zone la plus orientale de la lagune de Fadioute, la zone de milieu d'énergie modérée. Il nous manque toute la zone en avant du site des "pagnes". Cette zone devrait être recherchée sous l'actuel cordon littoral, à moins que le marigot de La Fasna n'ait érodé cette ancienne partie de la lagune.

Une datation au radiocarbone a donné un âge de 5680 ± 110 ans avant nos jours (ELOUARD, FAURE, HEBRARD, 1967).

Ainsi au Nouakchottien, existait à Mbodiène, en bordure d'océan une lagune du type de celle de Fadioute.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


DAUTZENBERG Ph., 1910. - Mollusques marins. - In Mission GRUVEL sur la Côte Occidentale d'Afrique. **Ann. Inst. océanogr.** t. 5, fasc. 3, 110 p., 3 pl

DAUTZENBERG Ph., 1911. - Contribution à la faune malacologique de l'Afrique occidentale. - In A. GRUVEL et R. CHUDEAU : A travers la Mauritanie occidentale II Partie scientifique **Larose** (Paris), p. 157-530, 4 pl.

DOLLFUS G.F., 1911. - Les coquilles du Quaternaire marin du Sénégal. - **Mém. Soc. géol. Fr.**, Pal. n° 44, 72 p., 4 pl.

ELOUARD P., 1968. - Le Nouakchottien. Etage du Quaternaire de Mauritanie. - **Ann. Fac. Sc. Dakar**, t. 22 p. 121-138, 2 cartes

ELOUARD P., FAURE H. et HEBRARD L. - Quaternaire de la région de Mbour. - **Livret-guide** excursion, 9 p. ronéo., 3 fig., biblio. et **Congrès Panaf. Préhist. Et. Quat.** (Dakar), 6e session, p. 31-33, 3 fig

ELOUARD P., FAURE H. et MICHEL P. - Nouveaux âges absolus (C ) en Afrique de l'Ouest. - **Bull. liais. Ass. sénég. Et. Quat. W. afr.** (Dakar), n° 12, p. 14-19 et **Bull. Inst. fondam. Afr. Noire** (Dakar), t. 19 série A, n° 2, p. 845-849.

EMERIT M., 1960. - Etude granulométrique de la mangrove de JOAL (Sénégal). - **Ann. Fac. Sc. Dakar**, t. 5, p. 107-118.

FONTES J.C., ELOUARD P. et FAURE H., 1967. - Essai d'interprétation isotopique et paléoécologique du Quaternaire marin de Mauritanie. - **Congrès panaf. Préh. Et. Quat.** (Dakar), 6e session, p. 493-497, 1 fig.

HEBRARD L., 1964 - Note sur les formations du Quaternaire de la région de Mbour-Joal (Sénégal) - **Bull. liais. Ass. sénég. Et. Quat. W. afr.** (Dakar), p. 407-414, 4 fig., et **Bull. Inst. fr. Afr. noire** (1966), t. 28, série A n° 1, p. 407-414, 4 fig.

HEBRARD L. et RICHARD, 1956 - Prospection des sables lourds des plages anciennes de Joal-Mbour. - **Rapp. inéd. Arch. Mines Afr. occ. fr. Dakar.**

JOIRE J., 1945 - Les formations quaternaires et actuelles au Sénégal. - **Bull. Congrès Int. Africanistes Ouest**, p. 108.

MARCHE MARCHAD J., 1967. - La Somme Etude de deux milieux naturels - **Rapp. inéd. Fac. Sc. Dakar**, 11 p. ronéo., 2 pl.

MARCHE MARCHAD J., 1969. - Le monde animal en Afrique intertropicale. - **Editions de l'Ecole**, 607 p., 109 fig.

MAUNY R., 1957. - Buttes artificielles de coquillages de Joal-Fadioute. - **Notes africaines Inst. fr. Afr. noire**, Dakar, Juillet.

NICKLES M., 1950. - Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique. - **Lechevalier édit.** (Paris), 250 p., 464 fig.

PERES J.M. et PICARD J., 1964 - Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. - **Ext. Rec. Trav. Stat. mar. Endoume** bull., 31 fasc. 47, 137 p., 8 fig

PICARD J., 1965. - Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles draguables de la région marseillaise. - **Ext. Rec. Trav. Stat. mar. Endoume** bull., 36 fasc. 52, p. 1-160, 11 fig., tabl.

PLUMLEY W.J., RISLEY G.A., GRAVES R.W. et KALEY M.E., 1964. - Energy index for limestone interpretation and classification. - **Amer. Assoc. Petroleum Geologists**, mém. 1, p. 85-107.

PURSER B.H., 1971. - Subdivision et interprétation des séquences carbonatées. - **Coll. Méth. Tend. Strat.** (Orsay), 20 p., 5 fig

RANSON G., 1951. - Les huîtres. Biologie, culture. - **Lechevalier édit.**, Paris, 260 p., 19 pl., photos.

REYNARD P et ELOUARD P., 1971. - Etude écologique du gisement à **Strombus bubonius** LMK de Naamé (Liban). - In FLEISCH H., COMATI J., REYNARD P. et ELOUARD P. : Gisement à **Strombus bubonius** LMK (Tyrrhénien) à Naamé (Liban), **Quaternaria** XV, p. 227-237.

SOURIE R., 1954. - Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. - **Mém. Inst. fr. Afr. noire** n° 38, p. 342, 23 pl., publ. Ifan.

SOURIE R., 1954. - Etude écologique sommaire des fonds sableux en baie de Dakar. - **Ann. Ecole sup. Sc. Dakar** n° 1, p. 141-155, 1 carte.

SOURIE R., 1957. - Etude écologique des plages de la côte sénégalaise aux environs de Dakar (macrofaune). - **Ann. Ecole sup. Sc. Dakar** n° 3, p. 1-110, 20 fig., 16 tabl.

VIEILLEFON J., 1969. - La pédogénèse dans les mangroves tropicales. - **Bull. Ass. fr. Et. Sol**, p. 115-148, 14 fig., 9 tabl.

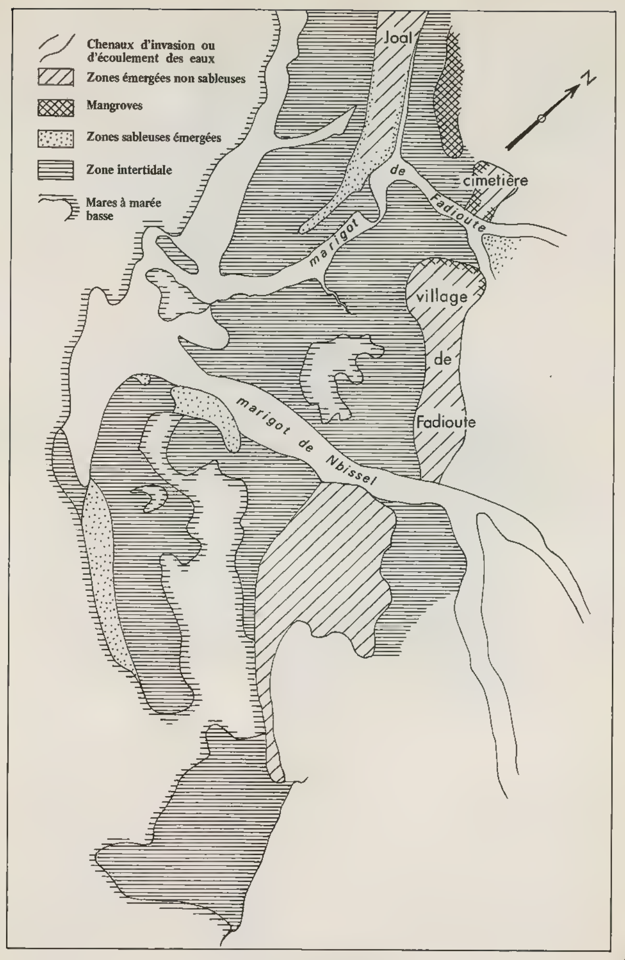



Fig. 1 – Bathymétrie

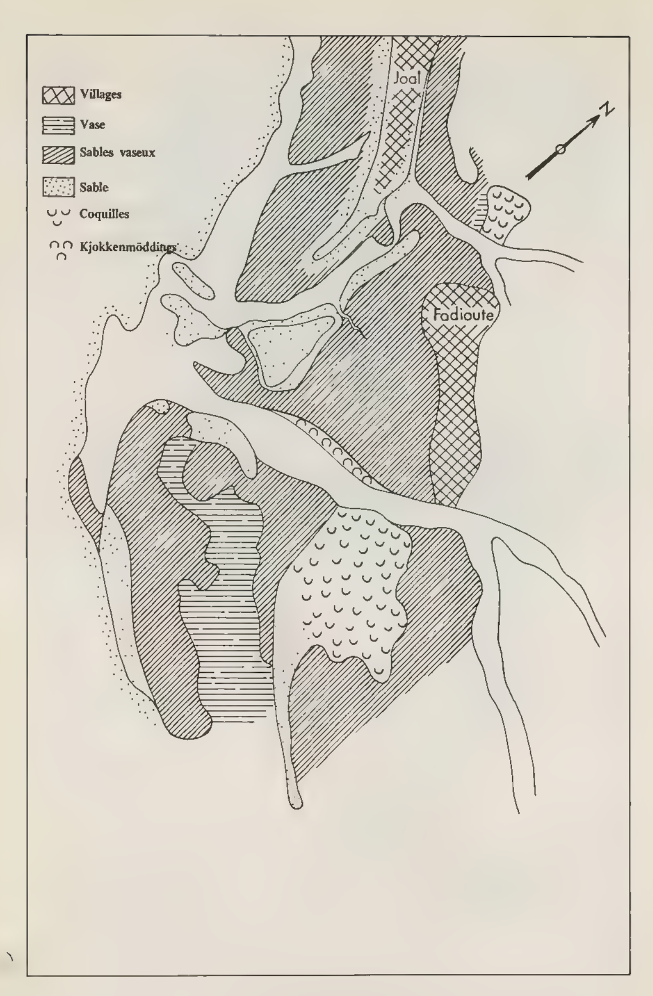



Fig. 2 – Sédimentation superficielle

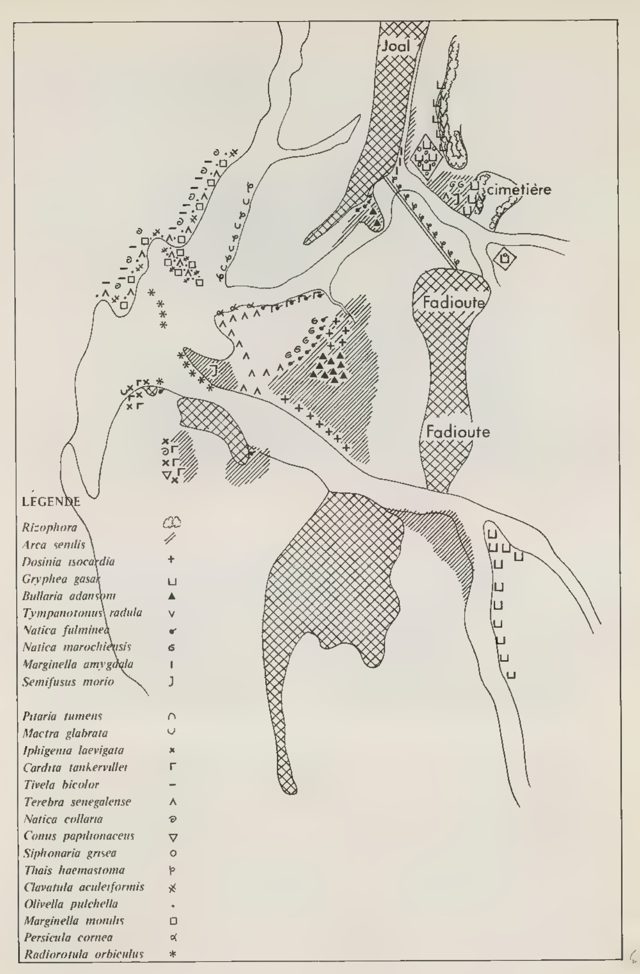



**Fig. 3 — Répartition écologique**

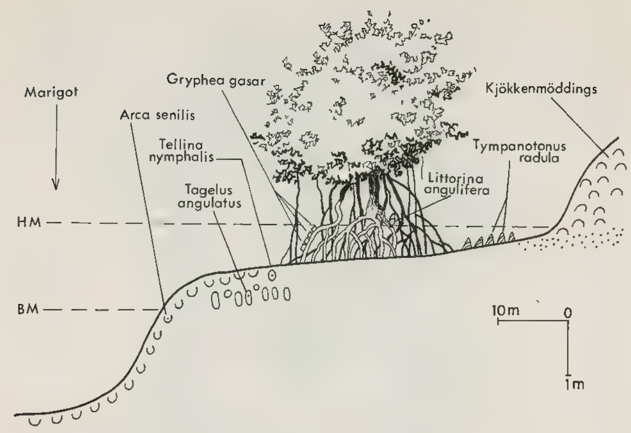

Marigot
Arca senilis
Gryphea gasar
Tellina nymphalis
Tagelus angulatus
Littorina angulifera
Tympanotonus radula
Kjökkenmöddings
HM
BM
10m
0
1m

Fig. 4

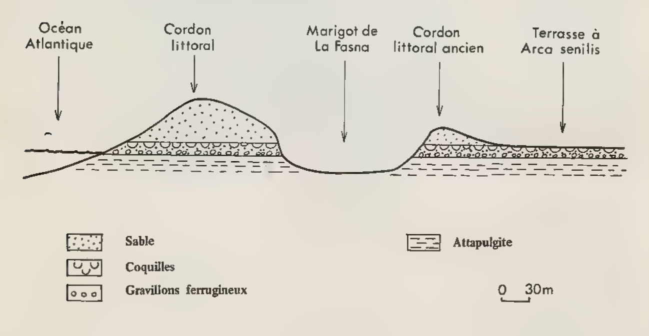

Océan Atlantique
Cordon littoral
Marigot de La Fasna
Cordon littoral ancien
Terrasse à Arca senilis
Sable
Coquilles
Gravillons ferrugineux
Attapulgite
0 30m

Fig. 5

# REPARTITION DES MOLLUSQUES AMPHIBIES DE QUELQUES LITTORAUX ET ESTUAIRES A MANGROVE (Nouvelle-Calédonie et Cameroun) ROLE DE LA SALINITE DANS LES MODIFICATIONS LOCALES DES PEUPLEMENTS DE MANGROVE

par Jean-Claude PLAZIAT (1)

## RESUME

L'étude des peuplements de mollusques de mangroves estuariennes (Cameroun et Nouvelle Calédonie) et littorales (Nouvelle Calédonie) montre que la faune la plus riche correspond à la salinité la plus proche de celle de la mer. La faune spécifique de la mangrove ne caractérise donc pas les milieux saumâtres.

La répartition régionale des espèces dépend en grande partie du gradient de salinité des eaux et des caractéristiques édaphiques tandis que celle des variétés morphologiques (*Tympanotonos*, *Pachymelania*) apparaît comme liée à des facteurs encore plus locaux. L'euryhalinité des espèces de Potamides couvrant l'ensemble de la gamme des eaux sursalées à dessalées, il est donc logique de trouver les représentants de ce groupe très abondants sur certains rivages franchement marins.

## SUMMARY

Study of mollusc communities in estuarine (New Caledonia and Cameroon) and littoral mangrove (New Caledonia) environments has shown that the richest fauna coincides with a salinity closest to that of the sea. The specific mangrove fauna therefore does not reflect a brackish water environment.

Regional distribution of species is determined largely by salinity gradient and edaphic factors while morphological variation (*Tympanotonos*, *Pachymelania*) seems to be related to more local conditions. Euryhaline species of Potamid occur throughout both hypersaline and brackish environments. It is therefore not surprising that representatives of this group abound on open marine coasts.

* * * *

La répartition des mollusques de la mangrove, comme celle de tout peuplement amphibie, dépend largement des durées d'immersion c'est-à-dire de la fréquence et de la durée de recouvrement par la marée. Nous y ferons bien entendu référence, mais c'est surtout du point de vue de la salinité que cette répartition sera examinée. L'intérêt d'une comparaison entre mangroves du Cameroun et de Nouvelle Calédonie vient d'abord des différences climatiques qui caractérisent ces deux types de littoraux à mangrove. Les incidences sur le développement végétal, la répartition de la salinité et celle des organismes benthiques doit permettre une appréciation plus exacte du rôle de la salinité dans le peuplement des mangroves en général. Les données bibliographiques sont si insuffisantes à cet égard que j'ai préféré me baser sur les deux exemples régionaux pour lesquels je disposais de données numériques mais il faut souligner que mes conclusions sont tout à fait en accord avec les observations qualitatives des auteurs (PILSBRY et BEQUAERT, 1927, DARTEVELLE, 1950, MAC NAE, 1968).

---

(1) Laboratoire de Géologie structurale et appliquée, Université Paris-Sud - 91405 Orsay. R.C.P. Paléobiologie continentale.

Deux brèves missions (1) (2 mois 1/2 en Nouvelle Calédonie et 1 mois au Cameroun) n'ont permis qu'une étude rapide des peuplements, essentiellement limitée aux mollusques, mais insérée dans une étude collective des caractéristiques sédimentologiques, physicochimiques et botaniques du milieu. En Nouvelle Calédonie celle-ci avait déjà été réalisée par F. BALTZER et divers chercheurs de l'O. R. S. T. O. M. ; par contre, au Cameroun, nous avons dû mener de front (avec M. BOYE et F. BALTZER) l'étude du milieu et celle du peuplement malacologique.

## CLIMAT ET REPARTITION DE LA MANGROVE :

La région des **Bouches du Cameroun** (estuaire commun du Wouri, de la Dibamba, du Mungo et, en période de crue, de la Sanaga) se situe dans la zone des pluviosités annuelles comprises entre 3,5 et 5 m, avec 7 à 9 mois très pluvieux dans l'année : 232 jours de pluie par an à Douala. Il ne s'agit pas d'un climat de type zonal (équatorial) comme celui qui se développe vers l'intérieur, mais d'un climat de mousson caractérisé par un paryoxysme pluvial de Juin à Septembre, c'est-à-dire précisément pendant la petite saison sèche du régime équatorial normal (J.B. SUCHEL, 1972). La moyenne annuelle des températures (26°5C) jointe à une pluviosité de l'ordre de 4 m conduit cependant à placer cette région dans le domaine équatorial dont les marais maritimes, littoraux et estuariens, sont entièrement colonisés par la mangrove (BALTZER et LAFOND, 1971). Cette formation végétale, qui tient la place de nos slikke et schorre à salicorne et prés-salés, couvre le domaine intertidal moyen et supérieur à partir des bancs sablo-vaseux de l'estuaire qu'elle tend à coloniser dès que ceux-ci dépassent le niveau des basses mers moyennes. Les **Rhizophora** de plus ou moins grande taille constituent l'essentiel de ce peuplement végétal intertidal. Vers l'intérieur de ces marais maritimes les conditions climatiques déjà soulignées conduisent à une dessalure progressive qui assure une transition progressive de la mangrove à la forêt d'eau douce plus ou moins marécageuse (Raphiales à **Raphia vinifera** et **Pandanus**) qui constitue également le peuplement ripuaire de l'amont des fleuves. Cette région se caractérise donc par un régime estuarien généralisé à tout le domaine subissant la marée : les marais maritimes comme les estuaires montrent une salinité décroissante vers l'intérieur des terres par dilution d'une eau de mer déjà peu salée (22-24 ‰, (LAFOND, 1967).

La **Nouvelle Calédonie** appartient aussi au domaine intertropical mais son climat est de type subtropical insulaire. Sa principale caractéristique est son irrégularité : variations dans l'alternance des saisons sèche et humide, dans la pluviométrie et surtout dans la dynamique induite par les cyclones tropicaux dont la violence est telle qu'ils jouent un rôle majeur dans la sédimentation littorale. Les alizées d'Est à Sud-Est et le relief dissymétrique de l'île (bien plus marqué sur la côte Est) règlent la répartition des pluies : plus de 3 m par an sur les reliefs orientaux qui alimentent de nombreux petits fleuves mais moins de 2 m sur les littoraux et estuaires à mangroves que j'ai étudiés (guère plus d'1 m pour le marais de Mara et ceux de la Dumbea). La température moyenne varie de 26° C en Février à 20° C en Août, avec des minima absolus de l'ordre de 10° C et des maxima de 34° C. Ceci, joint à la fréquence de vents modérés à assez forts, non saturés en humidité, et à la concentration dans le temps des pluies les plus fortes (pluies cycloniques) détermine une véritable aridité locale (sur la côte Ouest) évaporant la nappe phréatique des marais maritimes. La salinité croît alors de la mer vers l'intérieur du marais, au point que la mangrove fait place à une formation à salicorne de haut schorre puis à une zone couverte d'un voile algaire temporaire (Cyanophycées) et enfin à une zone nue sous laquelle peut cristalliser du gypse en macrocristaux. On doit donc opposer la répartition de la salinité des marais maritimes à celle des estuaires dont la salinité décroît d'autant plus rapidement, vers l'amont, que ces fleuves très courts sont souvent de véritables torrents. Le Diahot est la seule exception car il est le seul fleuve atteignant 100 km de long. L'embouchure de la Dumbea est d'un type plus complexe : son estuaire est très bref mais les levées qui l'encadrent sont bordées, au Nord comme au Sud, par des marais d'allure deltaïque qui comblent en partie l'ancienne large vallée, creusée au début du quaternaire, que la mer a envahi lors de sa remontée. Le résultat est particulièrement intéressant pour l'étude écologique des peuplements intertidaux : le marais situé au Nord du cours estuarien de la Dumbea est envahi par la marée à peine diluée qui passe au Nord de l'embouchure du fleuve (Baie Hoff) tandis que le marais méridional est directement alimenté à partir de l'eau plus ou moins dessalée de l'estuaire.

(1) Je tiens à remercier ici les personnalités et les responsables des organismes dont l'aide financière et matérielle a permis la réalisation de ces missions : la R.C.P. 127, l'O.R.S.T.O.M. et la Gendarmerie Nationale pour la Nouvelle-Calédonie et le Centre d'Etude de Géographie tropicale (C.N.R.S.) et la Direction du Port de Douala pour le Cameroun.

## DISTRIBUTION DES SALINITES

Nous ne disposons malheureusement que de données incomplètes, nos prélèvements d'eau étant presque toujours ponctuels dans le temps. Cependant ils sont complétés par les observations plus approfondies de nos prédécesseurs. Pour l'estuaire de Wouri, les données de L.R. LAFOND (1967) permettent de situer nos mesures dans le cycle saisonnier. Il donne en effet les variations de salinité pour trois points du chenal (S, T, U) où des relevés échelonnés au cours des marées de saison sèche et de saison des pluies ont été effectuées. Nos mesures apparaissent ainsi comme des valeurs suffisamment inférieures à celles de la saison sèche (celle-ci commençait tout juste) pour être assez voisines de la moyenne annuelle. Mais il va de soi que dans ce milieu estuarien les moyennes ont particulièrement peu de signification ; il ne faut donc voir là qu'une valeur indicative des conditions de salinité supportées par les organismes. Quoiqu'il en soit nos observations couvrent donc les domaines mésohalin et oligohalin, plus une partie du domaine limnique que l'on ne peut dissocier : l'eau potable fournie à Douala est pompée dans la Dibamba, à Djapoma c'est-à-dire à près de 6 km en amont de la limite moyenne entre les eaux douces et saumâtres. Pourtant, en fin de saison sèche, la salinité remonte assez loin pour que le goût de l'eau en soit affecté. Quelle que soit la durée de ce phénomène celui-ci ne manque pas de jouer un rôle dans la répartition du peuplement comme l'a déjà souligné E. BINDER (1968).

Pour la Nouvelle Calédonie, j'ai disposé d'une étude hydrologique sérieuse concernant le cours inférieur de la Dumbea et son embouchure (CANEVET, 1967). Deux séries de mesures (marées de vive eau et de morte eau) montrent l'influence du cœfficient de la marée mais les différences relevées entre mes prélèvements et ceux de J. CANEVET soulignent une fois de plus la variabilité des conditions de salinité dans ce milieu. Pour compléter, j'ai pris en considération les mesures de F. BALTZER (inédites) concernant l'eau interstitielle des sédiments superficiels. Leur valeur est supérieure à celle de l'eau qui les recouvre à marée haute, du fait de l'intense évaporation à marée basse, mais il donne une idée de l'augmentation de la salinité vers l'intérieur des marais. La concentration des saumûres interstitielles pendant la marée basse constitue en effet une réserve saline qui diffuse et augmente la salinité de l'eau lorsque la marée recouvre à nouveau les marais. La preuve de ces échanges est donnée par les valeurs supérieures de salinité des eaux qui couvrent la partie médiane du marais à marée haute par comparaison avec la baie adjacente d'où provient cette eau. Ainsi, à l'embouchure de la Dumbea, le marais de rive gauche alimenté à partir des eaux dessalées (10-25 ‰) de la Dumbea retrouve, dans sa partie interne, les mêmes fortes valeurs de salinité que le marais de rive droite alimenté par l'intermédiaire de la Baie Hoff aux eaux constamment salées (25-31 ‰). Pour le Diahot, j'ai utilisé les observations inédites de MM. BOURET et LESTAGE (OSRTOM-Nouméa) correspondant à une expérience d'ostréiculture de l'huître de palétuvier. L'influence des types de marée n'est pas prise ici en considération mais les variations saisonnières, liées aux pluies, donnent une variabilité locale considérable (Dyla : S = 10 - 34 ‰ avec des chutes à 0 lors des fortes crues ; Pondelai : S = 0 - 20 ‰, avec des valeurs exceptionnelles de 27 ‰). Mais il faudrait en outre tenir compte des fins de saisons sèches exceptionnelles qui voient remonter la limite des eaux douces de plus de 10 km et surtout préciser l'influence locale des marais d'arrière mangrove à tendance sursalée.

## LES PEUPLEMENTS MALACOLOGIQUES

### 1) ESTUAIRE DU CAMEROUN

Pour l'essentiel des sites observés la faune correspond au peuplement vivant sur les palétuviers ou à leur pied, cependant nous avons également observé des peuplements de **bancs de vase et de sable non colonisés par la végétation** qui comportent une faune particulière : à l'Ouest de la pointe Nord de l'île Manoka l'*Arca (Senilia) senilis* L. et *Tagelus angulatus* Sowerby s'enfouissent respectivement dans les bancs de vase et de sable qui émergent aux marées basses de vive eau. L'intérêt alimentaire de ces deux espèces garantit le sérieux de leur prospection par les indigènes : il n'en a pas été signalé en amont d'une ligne Cap Cameroun - Manoka, c'est-à-dire qu'il s'agit des formes les plus exigentes en matière de salinité.

A l'autre extrémité de l'échelle de salinité se trouvent les peuplements de bancs sableux des eaux douces ou presques douces : l'*Egeria radiata* Lamarck qui fait l'objet d'une pêche active dans la Volta (Ghana) (PURCHON, 1963 et LAWSON, 1963) a été étudiée par Pople (1966) dans la Sanaga (Cameroun) où elle est pêchée accessoirement et vendue seulement sur le marché local d'Edéa. M. LEVEVRE, hydrographe du port de Douala, nous en a signalé l'existence sur un banc de sable de la Dibamba, en amont de Djapoma.

D'autre part, à la pointe du Bois des Singes, à l'entrée de la crique de l'Aérodrome de Douala, nous avons observé, sur un banc de sable découvrant aux marées basses de morte eau, des rides de jusant formées par l'accumulation de coquilles vides d'*Iphigenia* cf. *Truncata* MONTEROSATO et de *Corbula (Erodoma) trigona* Hinds. Les *Pachymelania aurita* (Müller) et *P. fusca* (Gmelin) enfouies juste sous la surface du sable constituaient avec les *Corbula* vivantes une endofaune originale peu profonde, proprement intertidale. L'enfoncement des *Pachymelania* à marée basse, sous moins d'1 cm de sédiment, semble surtout le propre de *P. aurita* et limité aux substrats sableux. Mais nous avons vu également de petites *P. fusca granulosa* s'enfoncer sous la surface superficiellement vaseuse d'une cuvette à marée basse (crique de l'Aérodrome). Les *Pachymelania fusca* et *byronensis* GRAY sont visiblement indépendantes de la mangrove : on les y trouve souvent en grand nombre mais nous les avons également observées sur tous les types de rives, *P. byronensis* ne s'ajoutant à *P. fusca* que dans le domaine des eaux les plus douces (en amont du pont de Djébalé sur le Wouri, en amont du bac sur la Dibamba).

Dans la mangrove on note une décroissance régulière du nombre des espèces vers l'amont c'est-à-dire dans le sens de la dessalure croissante. Le peuplement le plus riche observé est celui de l'île Miandjou et du Nord du Grand Cap Cameroun : *Tympanotonos fuscatus radula* (L.), *Pachymelania fusca granulosa* Lamarck, Taret (indét.) *Thais callifera* (Lamarck), *Littorina (littorinopsis) scabra angulifera* (Lamarck), *Melampus liberianus* Adam, *Neritina* cf. *glabrata* Sowerby, *Cyrenoida* cf. *rosea* D'Ailly, *Ostrea tulipa* Lamarck (- Gasar) et, uniquement dans l'île Miandjou, une petite forme indéterminée (Hydrobiidé ?). Cette faunule de 10 espèces doit être complétée par une espèce que nous n'avons trouvée que dans le domaine limnique (Pointe du Bois des Singes) : *Congeria* cf. *africana* (Van Beneden) avec une serpule (*Merceriella* ?). Le *Melampus* semble curieusement parmi les espèces les plus exigentes, puis vient la *Littorina* suivie par le *Thais*. ils semblent constituer la fraction mésohaline ou saumâtre (*Sensu* AGUESSE) du peuplement. En effet nous n'avons retrouvé que *Thais callifera* dans les peuplements intertidaux marins, bien que la salinité de la mer oscille saisonnièrement à travers tout le domaine Euhalin-Polyhalin : *Fissurella* sp., *Nerita senegalensis* Gmelin, *Tectarius granosus* Philippi, *Planaxis lineatus* var. *hermanneseni* Dunker, *Thais* cf. *forbesi* Dunker, *Thais callifera* de petite taille, *Semifusus morio* (L.) et une petite moule (*Mytilus tenuistriatus* ?) sur substrats durs, assez abrités, de front de mer ouverte (environs de Victoria).

Les huîtres, les balanes et les *Tympanotonos* sont plus tolérants puisqu'ils descendent nettement au-dessous de la valeur cruciale de 5 ‰. Toutefois ce sont les *Pachymelania fusca* avec les Néritines qui montrent le plus de résistance : elles abondent dans les sites de toute la gamme de salinité que nous avons pu observer. Quelques valeurs de comptage sur 1 m2 de sol donnent une idée de leur pullulation en compagnie des *Tympanotonos*. Sadi Esengue (3) · 160 *Tymp. fuscatus*, 100 *Pachymel. fusca*, 2 Néritines. Bac de la Dibamba (1) : 1024 *P. fusca*, 8 Néritines ; (1') : 38 *T. fuscatus*, 155 *P. fusca*, 3 Néritines. Ile Olga, en face du Bois des Singes : 5 *T. fuscatus*, 420 *P. fusca*, 10 *P. aurita*. Pointe Docteur (8) : 470 *T. fuscatus*, 260 *P. fusca*. Cependant une densité de 10 à 30 *T. fuscatus* est plus habituelle. *P. fusca* persiste seule dans les sites les plus pauvres (mangrove interne de haut niveau et secteurs de dessalure) où elle n'est plus représentée que par quelques spécimens au mètre carré.

L'insolation joue aussi un certain rôle dans l'appauvrissement des hauts niveaux : on observe une concentration au pied des touffes de végétaux et des racines de palétuviers dès qu'elles s'espacent et les mollusques disparaissent même totalement dans les portions dénudées de la haute slikke.

La *Cyrenoida* a été récoltée du Cap Cameroun jusqu'en amont du Wouri mais les individus vivants et les grandes concentrations de coquilles n'ont été observés que dans le domaine le plus dessalé, à la limite inférieure de l'Oligohalin. Il est donc probable que cette espèce fait partie, avec *Pachymel. byronensis*, *Corbula trigona* et l'*Iphigenia*, de la fraction sub-limnique du peuplement.

On doit noter aussi que le *Thais* a une répartition qui ne semble pas uniquement liée à celle de ses proies : les "Balanes" et les Tarets abondent encore dans le domaine obligohalin qu'il n'atteint pas. Dans son cas la salinité semble donc le facteur limitant essentiel. Pour les autres mollusques non prédateurs il est plus difficile de saisir la cause première de leur répartition : salinité, nature de la flore ou de la microflore, abondance des débris végétaux en décomposition ?

La répartition des *Tympanotonos* illustre bien la complexité de ce problème. On connaît depuis longtemps le polymorphisme de *T. fuscatus* qui se manifeste par deux variétés bien distinctes : *T. fuscatus fuscatus* à fortes épines au bord apical des tours (7 à 10 au dernier tour) et *T. fuscatus radula* sans épines, c'est-à-dire à ornementation granuleuse (14 à 25 granules au dernier tour). Les intermédiaires sont rares et les échantillons récoltés montrent, dans la plupart des cas, que le peuplement

est constitué en totalité par l'une des variétés. Il est donc légitime de rechercher une cause à cette ségrégation. La répartition sur carte de ces stations indique qu'il ne peut s'agir du gradient de salinité régional. E. BINDER (1957) a déjà noté cette ségrégation dans les lagunes de la Côte d'Ivoire, où *T. fuscatus fuscatus* se trouve en pleine eau (plus d'un mètre de profondeur) et *T. fuscatus radula* en eau peu profonde, sur le bord des chenaux. A la suite de cette remarque j'ai tenu compte du niveau où les deux formes étaient observées. On retrouve bien *fuscatus* au-dessous de *radula* mais, ici, c'est à l'intérieur du domaine intertidal, c'est-à-dire que *fuscatus* peuple la basse slikke immergée à chaque marée tandis que *radula* préfère le domaine des banquettes tourbeuses à sec en dehors des marées de vive eau ou couvertes localement d'eau stagnante. La durée de l'assèchement ne doit pas non plus être le principal facteur limitant puisque le même phénomène se retrouve en Côte d'Ivoire pour des formes immergées en permanence. L'explication envisagée par E. BINDER d'une difficulté de trainage des formes épineuses désavantageant la forme *fuscatus* sur un fond dur, ne paraît pas suffisante pour expliquer une ségrégation aussi parfaite et les "repentirs" que nous avons parfois observés : après une ornementation de type *fuscatus* jusqu'aux derniers tours, à la suite d'un arrêt de croissance (avec ou sans varice) ou d'une cassure, l'ornementation de type *radula* apparaît brusquement et définitivement. Ceci ne s'observe que dans les sites à *radula* prédominant ou, à la rigueur, à proximité d'un site de ce type ; comme si un événement brutal (crue ?) avait introduit des *fuscatus* dans le milieu des *radula* (S de la Pointe Docteur). Le changement d'ornementation, induit par les nouvelles conditions de ce milieu, est si brutal qu'il doit faire appel à un facteur essentiel de la croissance. Il est probable qu'il s'agit des conditions d'alimentation mais on ne peut même pas préciser si c'est un changement dans la nature ou la quantité qui est en cause.

Comme E. BINDER (1957) l'avait également noté, le dimorphisme de *Pachymelania fusca* montre le même type de répartition écologique : la forme *fusca fusca* qui porte une forte carène spirale, après un stade juvénile granuleux de plusieurs tours, se situe généralement plus bas que la variété *granulosa* LMK (= *quadriseriata* GRAY), entièrement grenue. Nous n'avons pas détaillé ce cas mais les comptages montrent que la ségrégation est bien moins parfaite que chez les Potamides.

Ces observations confirment que la répartition morphologique dépend des conditions locales de milieu chez les Potamides et les Melaniidés et non du gradient général de salinité. Ce dernier intervient par contre dans la répartition des espèces, conjointement avec les conditions édaphiques : *Pachymelania aurita*, *Corbula* et *Iphigenia* associées aux fonds sableux balayés par les courants de marée ; *Cyrenoida* enfoncée dans la boue abritée des mangroves d'amont.

2) En Nouvelle Calédonie on doit partir des mangroves de front de mer pour comprendre le peuplement des mangroves d'estuaire et de marais. Le peuplement le plus varié est en effet celui des étroits rideaux de palétuviers qui bordent le lagon où les lagunes légèrement dessalées, en communication permanente avec la mer : *Nerita reticulata* Karsten, *N. chamaeleon* L., *H. Neritina* sp., *Littorina* (*Littorinopsis*) *scabra scabra* (L.), *Terebralia palustris* (L.) (EX-*Pyrazus palustris* des auteurs), *Cerithium* cf. *patulum* sow., *Ricinula undata* Chemnitz., *Cassidula nucleus* (Martyn), *Brachidontes variabilis* (Krauss). *Melina ephippium* (L.) et *Saccostrea cuccullata* (BORN, 1778) (= *Crassostrea cucullata* cf. STENZEL, 1971). Bien entendu seule l'épifaune est caractéristique de la mangrove ; l'endofaune de ces plages sablo-caillouteuses est banale et identique à celle des rivages sans mangrove (*Gafrarium gibium* Lamark, *Marcia japonica* (Gmelin), *Anadra antiquata* (L.), *Natica marochiensis* (Gmelin). Cette épifaune caractérise d'autant plus assurément la mangrove que les sites rocheux qui alternent avec les palétuviers voient disparaître la plupart des espèces (sauf les *Nerita* et la *Ricinula*). L'"huître rose" (*Crassostr. mordax* selon certains auteurs) remplace l'huître de palétuvier mais à un niveau bionomique supérieur et l'huître de roche (*C. vitrefacta* ou *echinata*) se situe en-dessous, à la limite de l'étage infratidal caractérisé par l'abondance des *Chama* (*Ch.* cf. *iostoma*). Les petits Cérithes du groupe de *Clypeomorus moniliferus* (Kiener) et les *Planaxis sulcatus* constituent l'essentiel de l'épifaune vagile bien que les Nérites soient ici particulièrement nombreuses et variées. Le *Cerithium* cf. *patulum* pose un petit problème taxinomique : son élégance et les trois fortes varices de son dernier tour le font reconnaître très aisément mais il existe un certain nombre de formes intermédiaires qui permettent de suggérer son ratachement à l'espèce *C. moniliferus*. Ces divers types morphologiques constituent généralement des peuplements hétérogènes liés à un habitat différent : les formes les plus trapues, pupoïdes, sont celles des sites battus du récif tandis que les formes les plus proches de celles des palétuviers se trouvent sous les surplombs rocheux de sites protégés alternant avec la mangrove. Ce serait donc la variété "cf. *patulum*» de *C. moniliferus* qui caractériserait la mangrove. On peut aussi rattacher au peuplement de la mangrove une autre espèce de Cérithe qui abonde dans la partie peuplée de petits *Rhizophora* et *Avicennia* de la lagune de Magenta (Nouméa), sur la surface nue inondée à

marée haute en arrière d'un rideau incomplet de palétuviers (S du marais de Tanghi à Moindou) et, plus rarement, dans les chenaux internes de la mangrove (Pointe Beaupré - Baie de Saint-Vincent : c'est le *Cerithium rubus* Martyn (= *C. ustum*) qui se trouve presqu'exclusivement dans ce milieu mais semble surtout lié à l'abondance de débris végétaux en voie de décomposition : on le trouve également sur les laisses de haute mer (plage de Magenta) ou sur herbier (lagune de Magenta). Il peut pulluler (400 à 1000 par m2) sur les sols tourbeux en compagnie de *C. monilerus* et, plus rarement, du classique *Terebralia palustris*. Cette dernière grande espèce (jusqu'à 122 mm de long) n'a été trouvée vivante que dans la mangrove ou dans son voisinage immédiat, dans les sites protégés comme les plus exposés : par exemple le récif soulevé de la côte Est, colonisé par une mangrove clairsemée mais continue (Pambou). Pour une forme aussi mobile ceci implique donc une dépendance très étroite. Nous avons pu en effet observer des adultes groupés autour de feuilles mortes de palétuviers tombées au sol et râpant le limbe coriace jusqu'à ne laisser que la nervure principale. Cependant les plus jeunes ne doivent pas avoir le même régime alimentaire : les algues microscopiques et les débris de végétaux en voie de décomposition semblent les satisfaire. Ceci est d'ailleurs probablement l'explication des modifications morphologiques de leur radula au cours de la vie des individus, phénomène reconnu en Inde par R.B.S. SEWELL (1924) et décrit par N. ANNANDALE (1924).

Quoi qu'il en soit, la rigueur de l'association - en Nouvelle Calédonie - de *T. palustris* avec la mangrove, fait de cette espèce un des meilleurs marqueurs des déplacements de matériel littoral issu des mangroves, lors des tempêtes et cyclones.

Des densités de 1 à 10 adultes par mètre carré sont extrêmement courantes et concernent des surfaces se chiffrant en kilomètres carrés. Certains secteurs avec une moyenne de 20 à 40/m2 couvrent plusieurs hectares mais le plus spectaculaire reste certains sites d'arrière mangrove littorale, inondés directement par les eaux du lagon. A Moindou (S du marais de Tanghi) j'y ai observé des densités de 140 à 180 adultes par mètre carré ; les creux plus humides contenant surtout des jeunes (jusqu'à 472 par m2).

A partir de ce peuplement du bord extrême de la mangrove, l'appauvrissement est rapide vers l'intérieur des marais et des estuaires. Les huîtres, les moules, les Pernes, le Cérithe et la *Ricinula* sont en effet cantonnés à la lisière même des chenaux, sur 1 à 4 m de largeur, à la base des racines, entre les basses mers de morte eau et le niveau moyen de la mer (0,6-0,96). Par contre on trouve encore des Littorines à plus de 20 m à l'intérieur du fourré de *Rhizophora*, échelonnées sur les troncs et les racines entre 1,2 et 1,75 m c'est-à-dire, pour la plupart, entre hautes mers de morte eau et haute mer de grande vive eau (1,30-1,72 m). Les *Terebralia* sont donc très vite les seules formes marginales qui persistent, et souvent, même, ils n'apparaissent en nombre qu'à plusieurs mètres du bord, relayés en lisière par leurs coquilles vides occupées par les pagures et souvent hissées sur les racines en arceaux des *Rhizophora* externes jusqu'au niveau moyen de la mer. La répartition de *Cassidula nucleus* est liée à sa physiologie particulière. Ce pulmoné grimpe au même niveau que les Littorines sur les troncs et racines de palétuviers, où il forme souvent des colonies de plusieurs dizaines d'individus, mais il peut également se répartir sur le fond de façon plus uniforme (1 à 4 par m2) surtout entre les niveaux de haute mer de morte eau et de vive eau (1,30-1,60 m). Comme les autres formes supportant de longues émersions (*Terebralia*, *Littorine*), cette espèce recherche l'ombre, les clairières de la mangrove interne sont donc très pauvres en mollusques. Un autre pulmoné, la "limace de la mangrove" (*Onchidium cf. damelli*) s'observe aussi en position interne (ceinture interne des *Rhizophora*, ceinture à *Avicennia* et ses dépendances : les chenaux qui drainent la zone à Salicorne). C'est en fait, le plus souvent, le ruban sinueux de son coprolite qui la trahit car elle se cache pendant les heures chaudes dans les innombrables terriers de crabes abandonnés. Les derniers *Terebralia* sont encore localement abondants dans la ceinture à *Avicennia* buissonnants, en particulier dans les chenaux vaseux, jamais entièrement asséchés, de la ceinture à Salicornes. Mais on ne trouve plus aucun mollusque vivant à partir de cette dernière, c'est-à-dire au-dessus du niveau des hautes mers de vive eau (1,60 m). La sursalure, l'assèchement durable et l'insolation se combinent pour constituer une barrière efficace mais, là encore, on ne peut pas exclure des facteurs limitants d'origine alimentaire.

Les deux estuaires examinés correspondent à deux types bien différents : celui de la Dumbea est très bref (5 km) vis-à-vis de celui du Diahot (15 km) et la récente réglementation de la cueillette des huîtres de palétuviers n'a pas suffi pour y reconstituer un gisement florissant comme celui du Diahot. En effet chacun de ces estuaires est un cas d'espèce à partir duquel on ne saurait généraliser utilement.

Sur la Dumbea, dès l'embouchure de l'estuaire proprement dit, les Terebralia sont absents. On ne trouve que la Littorine et l'Auricule sur les troncs et racines de Rhizophora et de Bruguiera jusqu'au premier coude de la rivière. Le marais de rive gauche, dont l'inondation dépend du flux partiellement dessalé qui remonte l'estuaire, ne montre pas plus de Potamides sur le sol dans sa partie ouverte sur le fleuve. Par contre, on les retrouve, au même niveau bionomique, dans les parties plus internes du marais. Ceci me paraît la preuve que le Terebralia palustris ne supporte pas la dessalure permanente de l'estuaire. A la faveur d'une période de sécheresse il a pu coloniser cette partie de la mangrove mais il n'a pu se maintenir que dans la partie interne, plus salée grâce à l'évaporation.

Si les huîtres sont absentes, les "Palourdes" de la Dumbea sont par contre renommées. Cette grande Cyrène (Polymesoda (Geloina) cf. sublobata (Deshayes), qui atteint couramment 10 cm de long, est traditionnellement récoltée et très appréciée par les habitants de l'île. C'est pourquoi on trouve de nombreux petits amas de coquilles dispersées hors de son habitat proprement dit. Ce sont les restes de foyers plus ou moins anciens sur lesquels on a fait ouvrir les "palourdes" pour en extraire la chair. Cette espèce semble localisée aux marais d'estuaires et de deltas, c'est-à-dire liée à l'existence d'un fleuve (Dumbea, Diahot, Canala, La Foa, rivière des Pirogues...). Pourtant elle s'adapte aussi bien aux conditions de relative sursalure (marais de rive droite) qu'à celles de dessalure : mangrove du coude la Dumbea en aval de la Plaine Adam, recouverte d'eaux mésohalines et trop petite pour que cette salinité soit augmentée par évaporation. Cette Cyrène, l'Auricule et l'Onchidium constituent le peuplement le plus avancé vers l'amont. Au delà je n'ai rien trouvé.

Dans l'estuaire du Diahot, la répartition des organismes n'a pas été observée personnellement avec le même détail. Les données fournies par M. NORMANDON, de Ouégoa, sont donc particulièrement précieuses. Le peuplement le plus complet, observé au niveau de Dyla, correspond naturellement au bord du chenal du fleuve. Les racines de Rhizophora portent de véritables manchons d'huîtres, sur plusieurs décimètres de hauteur. Les Melina, Brachidontes, Barbatia, Littorina, Cerith. cf. patulum, Ricinula, une serpule et une clione, font partie de la même biocoenose de lisière externe de la mangrove. Sur le sol il n'y a que des Terebralia pagurisés sur quelques mètres de profondeur mais, au delà, les Potamides sont nombreux à travers les zones à Rhizophora et Avicennia. Ils remontent très loin vers l'amont, dépassant les huîtres de 4 km. C'est près de leur limite d'extension que se situent les deux "criques à Palourdes" (marais drainés par l'Ouedjelé et le Djavel). Elles y ont atteint des tailles exceptionnelles (plus de 15 cm) et ont jadis fait l'objet d'une active consommation, d'où l'extrême abondance de leurs coquilles utilisées, plus en aval, pour la collecte du naissain d'huître de palétuvier. La répartition des mollusques montre donc ici un étalement bien différent de celui de la Dumbea. L'absence de Cassidula n'est cependant peut être qu'apparente.

## CONCLUSION

La figure 1 résume le comportement des divers peuplements étudiés vis-à-vis de la salinité. Aussi peu appropriées qu'elles soient au régime si variable des estuaires, les classifications des eaux d'AGUESSE (1957) ou de Venise (1958) donnent un cadre à l'euryhalinité des mollusques. Le domaine compris entre deux pointes de flèches indique bien entendu uniquement le domaine de salinité où les organismes ont été observés. Il est évident que la plupart des sites sont soumis périodiquement (Cameroun) ou exceptionnellement (Nouvelle Calédonie) à une dessalure totale par des eaux de crue et que le caractère tidal, saisonnier ou exceptionnel des chutes de salinité devrait être pris en considération pour une comparaison précise. Cependant une approche superficielle et rapide, mais couvrant une grande variété de sites permet de mettre en évidence les grandes caractéristiques, de souligner le rôle de la salinité dans la répartition des peuplements et de traiter simplement le classique problème de l'existence d'un peuplement caractéristique de la mangrove en général.

En Nouvelle Calédonie, la mangrove comporte un peuplement nettement distinct des autres peuplements littoraux. Il n'y a donc pas confusion entre peuplement de mangrove et peuplement induit par la dessalure. Au Cameroun, par contre, il n'est pas possible pour le moment de distinguer complètement la part du peuplement dépendant du faciès végétal (comme l'Ostrea gasar, Littorina angulifera) de celle qui est liée à la dessalure. L'étude de E. BINDER (1968) sur la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) met en évidence l'importance de ce dernier facteur (répartition en fonction de la salinité maximale, fig. 5) en milieu lagunaire. Bien des répartitions spécifiques figurées par cet auteur sont en accord avec celles que nous avons observées en milieu estuarien ou deltaïque.

Toutefois on notera quelques différences : les **Iphigenia, Congeria** et **Corbula** semblent montrer une plus grande affinité avec la dessalure au Cameroun qu'en Côte d'Ivoire. Toutefois les contraintes édaphiques sont peut être les plus importantes. En outre les **Tympanotonos** et même **Pachymelania fusca** semblent encore plus résistants à la dessalure en milieu estuarien.

Du point de vue général, on voit que le nombre des espèces de mollusques peuplant les mangroves des deux régions est relativement faible. Les mangroves les moins pauvres étant celles de front de mer ou celles qui communiquent le plus directement avec les eaux marines, il va de soi que l'on ne peut pas prendre les mollusques de la mangrove comme référence des peuplements saumâtres tropicaux. Toutefois, à l'intérieur de ces peuplements de la mangrove on peut distinguer, à partir de la salinité marine locale, au moins deux associations : les formes relativement sténohalines qui occupent uniquement la périphérie de la mangrove et les formes plus euryhalines que l'on trouve également vers l'intérieur des marais et en amont des estuaires, c'est-à-dire aussi bien dans les secteurs de dessalure que dans ceux de sursalure. Cependant ce ne sont pas nécessairement les homologues taxinomiques qui constituent ces sous-ensembles : la **Littorina scabra scabra** de Nouvelle Calédonie fait partie de ce groupe local le moins exigeant alors que la **L. scabra angulifera** africaine appartient au groupe des espèces relativement sténohalines. Encore doit-on nuancer cette remarque car en valeur absolue, la limite de salinité semble sensiblement la même pour les deux sous-espèces. On note aussi la présence d'une "Cyrène", dans les deux cas en position interne, dans les mangroves estuariennes. A eux seuls les **Terebralia palustris** et **Tympanotonos fuscatus** résument assez bien le problème de l'euryhalinité des Potamides car les deux espèces représentent deux genres différents et des habitats extrêmement variés. Sans présenter toutes les possibilités écologiques du groupe, ils donnent une bonne idée de la souplesse d'adaptation des Potamides à des salinités extrêmes, en même temps que de leur étroite dépendance vis-à-vis du peuplement végétal. Bien entendu la gamme des salinités indiquées est celle qui a été expérimentée dans une région donnée. Le **Terebralia palustris** de Nouvelle Calédonie s'étend particulièrement vers le domaine des sursalures alors que **Tympanotonos fuscatus fuscatus** paraît à l'aise jusque dans les eaux pratiquement douces de la Dibamba mais cela ne prouve pas que l'on aie là l'étendue réelle de leurs aptitudes : le **T. fuscatus fuscatus** remonte jusqu'au Sénégal où il peut trouver des eaux temporairement sursalées.

Il faut aussi rappeler la pullulation locale – la grande densité dans tous les cas – de quelques espèces d'herbivores détritivores · les Potamides d'abord et, en Afrique occidentale, le groupe endémique des **Pachymelania**. Ceci semble surtout une caractéristique de milieu riche (estuaire) dont le peuplement est contrôlé par un facteur limitant tel que salinité variable ou sursalure permanente. Nous avons vu que c'est bien le cas des grands estuaires mais l'extrême densité de peuplement des chenaux d'arrière mangrove littorale (Moindou) constitue une exception spectaculaire qui s'oppose à toute généralisation simpliste. Les observations chiffrées présentées ici ne sauraient d'ailleurs être utilisées que pour donner une meilleure idée de la diversité des conditions de vie qui correspondent à ce milieu.

La mangrove s'accomode si bien des conditions de dessalure (plus de 80 % de sa surface) qu'on l'a crue inféodée, ainsi que les mollusques qui la peuplent, à des milieux plus ou moins dessalés. Mais compte-tenu de la diversité d'habitat déjà soulignée il n'est pas possible de maintenir ce cliché simpliste. En général un examen plus détaillé montre, comme les deux exemples traités ici, que la plupart des formes liées à la mangrove (Potamides, Huîtres de palétuviers... etc) sont avant tout littorales (intertidales) avec une tolérance plus ou moins grande à la dessalure et à la sursalure. En contrepartie, on a vu qu'il y a des Cérithes dont l'habitat déborde notablement le domaine euhalin.

Des observations de cet ordre devraient permettre de nuancer les schémas généraux utilisés en particulier par les paléogéographes : un Potamide fossile ne suffit plus à faire une paléo-lagune ou un ancien estuaire ; par contre les travaux de P. ELOUARD (1962-1973) nous ont montré comment une comparaison d'ensemble des peuplements homologues, fossiles et actuels, peut conduire à une reconstitution paléogéographique précise et détaillée dans ce domaine, au quaternaire. Pour les périodes plus éloignées du Tertaire il n'est pas impossible que l'on puisse appliquer cette méthode, moyennant des précautions particulières bien entendu (cf. PLAZIAT, 1970).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


AGUESSE P., 1957. - La classification des eaux poïkilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. - **Vie et milieu,** Paris, 8 : 341-365.

ANNANDALE N., 1924. - Note on the radula of **Pyrazus palustris.** - **Rec. Indian Mus.** New-Delhi, 26 : 549-551, 1 fig.

BALTZER F., 1969. - Les formations végétales associées au delta de la Dumbea (Nouvelle-Calédonie) et leurs indications écologiques, géomorphologiques et sédimentologiques mises en évidence par la cartographie.- **Cah. ORSTOM,** Sér. Géol., Paris, 1 : 59-84, 4 fig., 5 pl., 1 carte h.t.

BALTZER F., 1969. - Etude sédimentologique du marais de Mara (Côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie) et de formations quaternaires voisines. - **Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie,** Paris, 4 : 146 p., 14 tabl., 3 cartes, 58 fig., 6 pl.

BALTZER et LAFOND L.R., 1971. - Marais maritimes tropicaux. - **Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.,** Paris, (2), 13 : 173-196, 12 fig.

BINDER E., 1957. - Mollusques aquatiques de Côte d'Ivoire. I Gastéropodes. - **Bull. I.F.A.N.,** Dakar, 19 A : 97-125, 22 fig.

BINDER E., 1958. - Mollusques aquatiques de la Côte d'Ivoire. II Lamellibranches. - **Bull. I.F.A.N.,** Dakar, 20 A : 82-89, 4 fig.

BINDER E., 1968. - Répartition des mollusques dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). **Cah. O.R.S.T.O.M.,** Hydrobiol., 2 : 3-34, 5 fig.

CERNOHORSKY W.A., 1972. - Marine shells of the Pacific. - **Pacific public.,** Sydney, vol.2, 411 p., 28 fig., 68 pl.

DARTEVELLE E., 1950. - La côte et l'estuaire du Congo. - **Mém. Inst. Roy. Colo. Belg.,** Bruxelles, Sc. Nat. Méd., 19 : 58 p., 8 fig.

ELOUARD P., 1962. - Etude géologique et hydrogéologique des formations sédimentaires du Guebla mauritanien et de la vallée du Sénégal. - **Mém. B.R.G.M.,** n° 7, Paris, 274 p., 28 pl., 31 fig., 8 pl.

LAFOND L.R., 1967. - Etudes littorales et estuariennes en zone intertropicale humide. - **Thèse Sc.** Orsay, 3 vol. multigr., 836 p., 171 fig.

LAWSON R.M., 1963. - The economic organization of the **Egeria** fishing industry on the river Volta. - **Proc. Malac. Soc. London,** 35 : 273-287, 1 fig., 6 tabl.

MAC NAE W., 1968. - A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the indo-west-Pacific region. - **Adv. Marine Biol.,** Londres New-York, 6 : 72-270, 76 fig., 2 tabl.

PILSBRY H.A. et BEQUAERT J., 1926. - The aquatic molluscs of the belgian Congo. With a geographic and ecological account of Congo malacology. With field notes by the collectors H. Lang and J.P. Chapin. - **Bull. Amer. Museum Nat. Hist.** New-York, 53 : 69-602, 108 fig., 68 pl.

PLAZIAT J.C., 1970. - Huîtres de mangrove et peuplements littoraux de l'Eocène inférieur des Corbières. Les mangroves fossiles comme élément déterminant de paléoécologie littorale et de paléoclimatologie. - **Géobios,** Lyon, 3 : 7-27, 9 fig.

POPLE W., 1966. - Comparaisons sur la pêche de la Palourde **Egeria** dans le fleuve Sanaga, République du Cameroun, et dans le fleuve Volta, Ghana. - **Univ. of Gahna. Volta basin research project.** Legon, Technical report X 12, 6 p. multigr., 2 fig.

PURCHON R.D., 1963. - A note on the biology of **Egeria radiata** Lam. (**Bivalvia, Donacidae**). - **Proc. malac. Soc. London,** 35 : 251-271, 11 fig.

SEWELL R.B.S., 1924. - Observations on growth in certain molluscs and on changes correlated with growth in the radula of **Pyrazus palustris**. - **Rec. Indian Mus.,** New Dehli, 26 : 529-548, 10 fig., 3 tabl.

STENZEL H.B., 1971. - Oysters, in Treatise on invertebrate paleontology, R.C. Moore et C.Teichert éd. - **Geol. Soc. Amer. et Univ. Kansas édit.,** New-York, N 6 (3), 959-1224, 153 fig.

SUCHEL J.B., 1972. - La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. - **Trav. et Doc. Géogr. Trop. C.E.G.E.T.,** Talence, 5 : 267 p., 85 fig.

SEGERSTRÅLE S.G., REMANE A., HAVINGA B., ZENKEVITCH L. A., BACESCO M., MARGINEANU C., PETIT G., SCHACHTER D., D'ANCONA U., HEDGPETH J H., BEADLE L.C., CASPERS H., ROCHFORD D.J., SCHMITZ W. et DAHL E., 1959. - Symposium sur la classification des eaux saumâtres. - **Arch. Ocean, Limnol.,** suppl., Venise, 250 p.

| hyperhalin | euhalin: marin / mixo-euhalin | polyhalin | mésohalin α | m. β | oligohalin | eau douce | Syst. de Venise 58 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| eaux salées | eaux poïkilohalines polysaumâtres | | eaux saumâtres | | oligosaum | | Aguesse 57 |

S ‰ : 40 36 30 18 10 5 0

Cl ‰ : 25 24 23 22 21 20 19 18 17 16 15 14 13 12 11 10 9 8 7 6 5 4 3 2 1 0

CAMEROUN — WOURI

mer

U x

T x

S x

Melampus, Thais, Littorina

Huître de palétuvier, Tympanotonos Balanes

Pachymelania fusca, Neritina

Pach. byronensis

Cyrenoida

Corbula

Egeria

Iphigenia

Congeria

NOUVELLE CALEDONIE

lagon

Baie Hoff

DUMBEA

1 2 4 5 6 7 8 10 11

DIAHOT

PAM

DYLA

PONDELAÏ

Crossostrea, Cerit. patulum, Ricinula

Nerita, Melina ephippium, Brachidontes

Littorina

Geloina

Cassidula nucleus

Terebralia palustris

## LA FAUNE MALACOLOGIQUE DU LAC DE TUNIS (parties Nord et Sud) ET DE SES CANAUX (Canal Central, Canal Nord et Canal Sud)

par J. ZAOUALI (1)

RESUME

L'étude des 31 espèces malacologiques récoltées dans le Lac de Tunis (milieu lagunaire hyperhalin) montre un fort degré d'affinité (81 %) entre les deux parties Nord et Sud du Lac et une affinité plus faible (55 %) entre celles-ci et les canaux à la mer. Dans le Lac, les espèces d'indice biologique le plus élevé (espèces préférantes) sont **Hydrobia ventrosa** Mtg. et **Cerastoderma glaucum** Poiret. Dans les canaux les espèces d'indice biologique le plus élevé sont **Mytilus galloprovincialis** Lmk. (substrats solides) et **Tapes decussatus** L. (substrats meubles). La répartition des espèces permet de subdiviser le Lac et le Canal Central en 3 zones principales.

SUMMARY

The author studied 31 malacological species in Tunis Lake (hypersaline lagoon). Applying sociological criteria some features have been pointed out. An high affinity degree (81 %) exist between the North and the South parts of the Lake and a lower affinity degree (55 %) between these two parts and the channels. In the Lake high biological index species are **Hydrobia ventrosa** Mtg. and **Cerastoderma glaucum** Poiret. In the channels high biological index species are **Mytilus galloprovincialis** Lmk. (rocky surfaces) and **Tapes decussatus** L. (sand + mud bottoms). The distribution of species in the Lake and in the Canal Central showed 3 main zones.

### INTRODUCTION

La région du Lac de Tunis est située très légèrement en-dessous du 37° parallèle. Elle est caractérisée par une température annuelle moyenne de 18,3°, une insolation forte, une pluviosité faible (454 mm par an) et très irrégulière avec trois mois de sécheresse totale.

La Lac de Tunis prolonge le Golfe de Tunis dont il est séparé par un cordon littoral allant de l'Oued Miliane aux collines de Carthage. Il est divisé en deux parties dites Nord et Sud par un canal central long de 10 km creusé à la fin du 19e siècle. Le Lac Nord couvre à l'heure actuelle une superficie de 2900 ha et communique avec la mer par un chenal, le Canal Nord, long de 500 m, creusé en 1951. Le Lac Sud occupe 1300 ha et est relié à la mer par un canal, le Canal Sud, long de un kilomètre. La profondeur moyenne des deux Lacs n'excède pas 90 cm. En dehors des liaisons directes avec les eaux du Golfe de Tunis des relations existent de façon indirecte par l'intermédiaire du Canal Central au niveau des Bordigues installées pour la capture des poissons. Ces passages sont au nombre de 5 pour le Lac Nord et de 6 pour le Lac Sud.

---

(1) Institut National d'Agronomie, Tunis, TUNISIE (Section halieutique).

La température des eaux du Lac, comme dans tous les milieux où les échanges avec la mer sont restreints et où les profondeurs sont très faibles, est directement influencée par celle de l'air, sa valeur moyenne annuelle est de 18,9°.

De même que la température la chlorinité moyenne annuelle (supérieure à celle de la mer proche) est forte. Elle est de 22,1 ‰ dans le Lac Nord et de 23,8 ‰ dans le Lac Sud. Dans le Lac Nord, malgré une moyenne plus faible, les variations de ce paramètre sont d'amplitude importante, au contraire, dans le Lac Sud la moyenne est plus forte mais les variations sont plus restreintes.

Comme dans tous les milieux lagunaires très fortement chargés en matières organiques l'essentiel des sédiments est constitué de vases noires, gluantes et fétides. La turbidité des eaux est très grande et leur couleur varie très fortement au cours de l'année. Dans le Lac Nord notamment le phénomène des "eaux rouges" du à la prolifération de Rhodothiobactéries photophiles est enregistré avec une intensité plus ou moins grande à peu près tous les étés.

Conjointement aux facteurs périodiques, les facteurs édaphiques non périodiques jouent un grand rôle dans ces lagunes situées au voisinage immédiat d'une capitale (Lac Nord) et d'une zone industrielle (Lac Sud). Dans les parties ouest des deux lagunes comme dans celle du Canal Central la pollution est très forte et les zones directement touchées sont azoïques au niveau benthique.

## I - LES PEUPLEMENTS MALACOLOGIQUES :

### 1) DONNEES ANTERIEURES

Parmi les premiers travaux faits sur les peuplements malacologiques du Lac de Tunis nous trouvons les ouvrages de LETOURNEUX et BOURGUIGNAT (1887), PALLARY (1906 et 1912) et BRUNN (1940) mais les renseignements donnés sont très fragmentaires. Les autres études : MOLINIER et PICARD (1954), MARS (1958), VUILLEMIN (1965) sont de même incomplètes et ne mentionnent guère que la faune récoltée sur les substrats solides de la seule lagune nord (roches ou récifs du Serpulien **Mercierella enigmatica**). Ce n'est qu'en 1966 (travaux de l'Equipe Rudis) qu'apparaissent les premières citations de la faune du Lac Sud, mais la liste des espèces ne concerne que les fonds meubles.

### 2) DONNEES ACTUELLES

#### A) POLYPLACOPHORES :

Ils ne sont rencontrés que dans les zones les plus directement placées sous influence marine (canaux nord et sud et parties orientales du Canal Central et des deux lacs). L'espèce la plus fréquente et la plus abondante est **Middendorfia caprearum** , elle est trouvée dans l'étage médiolittoral inférieur de substrat solide des canaux (fig. 5) et en enclave dans l'infralittoral supérieur des parties lagunaires (1).

#### B) GASTEROPODES :

Si nous les nommons suivant un ordre de dominance décroissante la première espèce est **Hydrobia ventrosa** dont le nombre, fonction de la densité des Ulves sur lesquelles elle aime à circuler, peut atteindre dans les portions centrales des deux Lacs, 36 500 individus/m2. Vient ensuite l'espèce caractéristique des régions méditerranéennes au sud du 40° parallèle, **Pirenella conica** trouvée dans la frange médiolittorale de mode calme où le substrat vaseux fortement chargé en matière organique est le siège d'un important développement bactérien. Son abondance toutefois se réduit d'année en année au fur et à mesure des remblaiements faits sur les berges des deux lacs. **Amycla corniculum**, bien que son adaptation à la pollution soit particulièrement bonne, est moins fréquente que les deux espèces précédentes. Elle est récoltée sur les berges rocheuses des canaux et des bordigues et sur des algues de la partie occidentale du Lac Sud et de la partie septentrionale (école de voile) du Lac Nord. **Cyclonassa donovani** est fréquente dans la partie orientale des deux lacs alors que dans les portions centrales où les facteurs sélectifs sont plus nets elle est remplacée par **Cyclonassa neritea**.

---

(1) MARS (1966) signale ce même phénomène dans l'étang de Berre.

Viennent ensuite des espèces dont la fréquence est moindre car elles ne colonisent que des milieux plus limités. La plus abondante est *Monodonta turbiformis* présente dans la médiolittoral inférieure des portions centrales et occidentales des trois canaux et en enclave dans l'infralittoral supérieur de la partie septentrionale du Lac Nord (école de voile) sous les blocs rocheux consolidant la jetée. *Cerithium vulgatum*, en exemplaires peu nombreux et de petite taille, est trouvé dans les herbiers de Zostères des portions occidentales des canaux, en particulier dans le Canal Sud.

Dans les zones les plus directement sous l'influence marine nous avons récolté sur les substrats solides de l'étage médiolittoral supérieur *Patella caerulea*, abondante dans le Canal Central, très rare dans les Canaux Nord et Sud.

Dans l'étage infralittoral supérieur vivent *Murex trunculus* et l'espèce inféodée aux eaux tièdes *Pisania maculosa*. Dans la partie la plus orientale du Canal Central (région des phares de la Goulette) sont récoltés sur substrats rocheux quelques exemplaires d'*Ocenebra aciculata*. Sur les Moules du port de la Goulette (fig. 5) est trouvée l'espèce atlantique *Fissurella nubecula* (son abondance est relativement forte avec 32 individus/m2). En Tunisie elle est récoltée en ce point dans sa position la plus orientale. Enfin, dans la zone des *Cymodocea nodosa* (Canal Central et Canal Sud) vivent parfois en abondance (saison estivale) les prédateurs inféodés aux portions relativement chaudes de la Méditerranée *Polynices josephinus* et *Conus mediterraneus*.

*Gasteropodes Opisthobranches* : leur abondance, très variable, n'est importante qu'à la saison printanière. Leur répartition est limitée aux canaux et zones lagunaires les plus orientales. Nous avons récolté *Calma glaucoïdes* dans le Lac Nord, *Haminea navicula* espèce indicatrice de la pollution, dans le Lac Sud, *Aplysia depilans* dans les canaux où sa densité peut être très forte et dépasser 10 individus/m2.

C) BIVALVES :

Dans les deux lacs, l'espèce la plus fréquente et la plus abondante est *Cerastoderma glaucum*. C'est aussi la plus constante dans le temps comme en témoignent les sondages profonds (PALLARY, 1912). L'ensemble de nos observations nous a permis de conclure que, dans les biotopes les plus favorables, c'est-à-dire dans les milieux vasosableux de mode calme des zones littorales orientales des deux lacs recevant une oxygénation suffisante tout au cours de l'année, sa densité moyenne oscille entre 350/m2 et 200 pour Lac Sud et 250 et 100 pour le Lac Nord. Dans les milieux plus défavorables (parties centrales plus profondes) son abondance diminue beaucoup et sa répartition au cours de l'année devient encore plus irrégulière. Il change de biotope et d'endogé devient épigé. Les individus les plus petits vivent fixés sur les Ulves qui recouvrent presqu'entièrement la surface des eaux et les plus gros reposent sur le substrat. Une explication de ce phénomène peut être donnée par les résultats d'expériences faites par GIMAZANE (1971) sur le *Cardium edule* de la région de Caen qui ont montré qu'en absence de lumière le *Cardium* quitte le substrat où il vit habituellement enfoncé.

L'espèce la plus abondante après *Cerastoderma glaucum* est *Abra tenuis* que l'on retrouve en Tunisie de façon à peu près constante dans les associations des milieux euryhalins envasés et chargés en hydrogène sulfuré. Bien que de taille nettement inférieure à *Cerastoderma glaucum* sa densité moyenne reste toujours plus faible. Sa répartition est beaucoup moins large et se limite aux seules zones orientales des deux lacs. Dans la partie méridionale du Lac Sud (région de Mégrine-Radès) où se font des arrivées d'eau douce *Abra tenuis* est remplacée par *Gastrana fragilis*.

*Cardium exiguum* est de même que *Cerastoderma glaucum* trouvé dans le biotope de substitution formé par les thalles des Ulves, mais les individus subsistant de cette façon ne sont jamais nombreux et leur taille reste faible ; tributaires de la survie des Ulves, ils sont éliminés à la mort de celles-ci.

Ces cinq espèces, toutes caractéristiques de la biocoenose euryhaline et eurytherme des sédiments lagunaires très pollués, constituent l'essentiel du peuplement de Bivalves des deux lacs.

Dans les parties orientales proches des canaux ces peuplements se diversifient progressivement, *Tapes decussatus* apparaît dans les herbiers de Zostères. Sa densité est très grande dans la partie Est du Canal Central où il fait l'objet d'une pêche très active. Nous avons montré dans un travail précédent (ZAOUALI, 1971) qu'il vit en association avec une espèce réputée éteinte depuis le Tyrrhénien dans cette partie de la Méditerranée : *Eastonia rugosa*.

Les Bivalves colonisateurs des substrats solides sont en dehors de rares **Mytilus galloprovincialis** et de très rares **Ostrea edulis** peu abondants dans les deux lacs.

Dans les canaux, en raison d'une meilleure oxygénation des eaux la biomasse des Moules est au contraire très forte et leur densité peut dépasser 2000 individus/m2. Parmi ces Moules figure, dans la proportion de 1/1000, l'espèce atlantique **Perna perna** dont la présence a été déjà signalée par LUBET (1973) dans le Golfe de Tunis et par ZAOUALI (1973) dans la région marine de Bizerte. Ces peuplements sont trouvés depuis le médiolittoral inférieur jusqu'à l'infralittoral supérieur où ils peuvent descendre à 3 m. dans les zones les mieux éclairées (Port de la Goulette) (1). Les Moules du médiolittoral soumises à de fortes insolations restent de petite taille, au contraire, les Moules les plus profondes ont une forte croissance et atteignent souvent 100 mm de longueur. Conjointement à **Mytilus galloprovincialis** dans l'horizon superficiel de l'infralittoral il est possible de récolter **Brachydontes minimus** mais, alors que l'abondance de la première va chaque année en augmentant celle de la seconde va en regressant. Plus exigeante en oxygène, il semble qu'elle ne puisse supporter la compétition et sa rarefaction progressive peut être considérée comme un signe d'évolution des phénomènes de pollution.

## II - CONCLUSION BIONOMIQUE :

En dehors des espèces rares trouvées dans moins de 5 % des prélèvements avec une densité inférieure à 0,5/m2, telles :**Loripes lacteus, Nassa costulata, Nassa mutabilis, Natica haebrea, Venerupis irus,** 31 espèces de Mollusques ont été récoltées. Parmi elles, 19 seulement appartiennent à la malacofaune des deux lacs, 14 étant trouvées dans le Lac Nord et 15 dans le Lac Sud. La densité très forte des peuplements se traduit par un indice de diversité (2) très faible - 1,44. Ceci caractérise une situation due à des conditions écologiques très favorables typiques des biocoenoses lagunaires très polluées.

Les espèces ayant l'indice biologique le plus élevé sont pour les deux Lacs **Hydrobia ventrosa** et **Cerastoderma glaucum**. Elles sont aussi, avec une fréquence respective de 80 et 60 % les plus constantes (3).

Les espèces communes sont au nombre de 6. Ce sont, par ordre de fréquence décroissante : **Abra tenuis, Pirenella conica, Cyclonassa nerita** et **C. donovani, Amycla corniculum, Cardium exiguum.**

L'examen des prélèvements faits dans chacun des deux Lacs montre que le degré d'affinité des espèces trouvées en commun est élevé (81 %). Ceci permet de conclure, que, malgré une composition faunistique légèrement différente, les deux lagunes peuvent être considérées comme un seul ensemble.

Dans les canaux et plus particulièrement dans le Canal Central, le nombre des espèces récoltées est plus élevé (30). Le cœfficient de diversité, légèrement plus fort que dans le Lac et de 5,01.

Les espèces dont l'indice biologique est le plus grand sont **Mytilus galloprovincialis** pour les substrats solides et **Tapes decussatus** pour les substrats meubles. Les espèces classées sont bien différentes de celles trouvées dans le Lac, ce qui peut s'expliquer par la dominance des substrats solides et une meilleure oxygénation des eaux.

Les espèces constantes, plus nombreuses que dans le cas précédent, sont avec un taux de fréquence de 70 %, **Mytilus galloprovincialis**, de 60 %, **Middendorfia caprearum** et **Monodonta turbiformis** et de 50 % **Tapes decussatus**. Les espèces communes sont au nombre de 12.

---

(1) Dans la zone centrale du canal central, comme le souligne LUBET (1973), la moulière est limitée en profondeur par la prolifération des Bryozoaires et des Ascidies (Fig. 3 et 4).

(2) Nous avons suivi la nomenclature et les méthodes adoptées par GUILLE (1970) pour l'étude de la macrofaune catalane française.

(3) Si on se réfère à la liste des Mollusques vivant dans des eaux de salinité supérieure à 45 ‰ établie à Venise en 1958 lors du Symposium sur la classification des eaux saumâtres, on constate que ce sont les deux espèces dont l'adaptation aux conditions de vie en milieu hyperhalin est la meilleure.

La comparaison faite entre les deux Lacs et les trois canaux montre un degré d'affinité relativement faible de l'ordre de 55 %.

Pour conclure : la répartition des espèces caractéristiques nous a permis d'établir une zonation horizontale de la faune malacologique des lacs et des canaux.

Pour les lacs trois zones principales ont été mises en évidence :

Zone 1 : elle correspond aux portions occidentales très polluées où la forte opacité des eaux empêche toute vie benthique ; elle ne présente pas d'espèces caractéristiques. Beaucoup plus étendue dans le Lac Nord que dans le Lac Sud, elle gagne vers l'est d'année en année. A l'heure actuelle, elle occupe près du quart du Lac Nord alors qu'elle est restreinte dans le Lac Sud aux portions voisines des usines de Jebel Jelloud.

Zone 2 : elle correspond à la partie centrale des deux Lacs où la prolifération des Ulves amène le pullulement d'**Hydrobia ventrosa**. La faune malacologique peu diversifiée est représentée par 6 espèces seulement. Des trois zones mises en évidence c'est elle, qui dans les deux lacs, occupe la plus grande surface.

Zone 3 : elle correspond aux parties orientales sous influence marine colonisée par la Rhodophycée : **Gracilaria confervoïdes** où une faune plus diversifiée a pu s'installer (18 espèces). **Cerastoderma glaucum** en est l'élément dominant.

Des trois Canaux seul le Canal Central peut être divisé en trois zones : les Canaux Nord, et Sud, de dimensions plus restreintes, n'en comportent que deux.

Zone 1 : elle n'existe que dans le Canal Central et correspond à la zone 1 du Lac.

Zone 2 : elle correspond à la partie centrale du Canal Central et aux portions occidentales des Canaux Nord et Sud. Elle est caractérisée dans les zones de substrat solide par **Mytilus galloprovincialis** et dans celles de substrat meuble par **Tapes decussatus**. 18 espèces y sont récoltées.

Zone 3 : elle correspond aux zones de contact avec la mer. 27 espèces y sont récoltées. Elle peut être individualisée, dans le Canal Central par la présence des espèces caractéristiques de 2e ordre : **Perna perna**, pour les substrats solides et **Eastonia rugosa** pour les substrats meubles : dans le Canal Sud, par l'espèce caractéristique de 1er ordre : **Pisania maculosa** et l'espèce de 2e ordre : **Eastonia rugosa** ; dans le Canal Nord par **Pisania maculosa**.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BRUNN A.F., 1940. - Etudes quantitatives sur la faune du Lac de Tunis et du Golfe de Tunis dans la région de Salammbô. - **Bull. St. Oceanogr. Salammbô, 40,** 3-20.

Equipe RUDIS, 1966-1967. - Lac de Tunis Nord et Sud. Assainissement. - **Secrétariat d'Etat à l'Agriculture (Archives),** 101 p. (ronéo).

GIMAZANE J.P., 1971. - Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un Mollusque Bivalve : **Cardium edule L.,** - **Thèse 3e cycle, Caen,** 113 p. (ronéo).

GUILLE A., 1970. - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 11 : Les communautés de la macrofaune. - **Vie et Milieu,** série B, **21,** 149-280.

LETOURNEUX A. et BOURGUIGNAT, 1887. - Prodrome de la Malacologie terrestre et fluviatile de Tunisie. Paris, 160 p.

LUBET P , 1973. - Exposé synoptique des données biologiques sur la Moule **Mytilus galloprovincialis** Lmk. - **Synopsis FOA sur les Pêches, n° 88,** 47 p.

MARS P., 1966. - Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et leurs faunes malacologiques. - **Vie et Milieu,** suppl. **20,** 1-359, 6 pl.

MOLINIER R. et PICARD J., 1954. - Eléments de bionomie sur les côtes de Tunisie. - **Bull. St. Océanogr. Salammbô, 48,** 3-47, 5 fig.

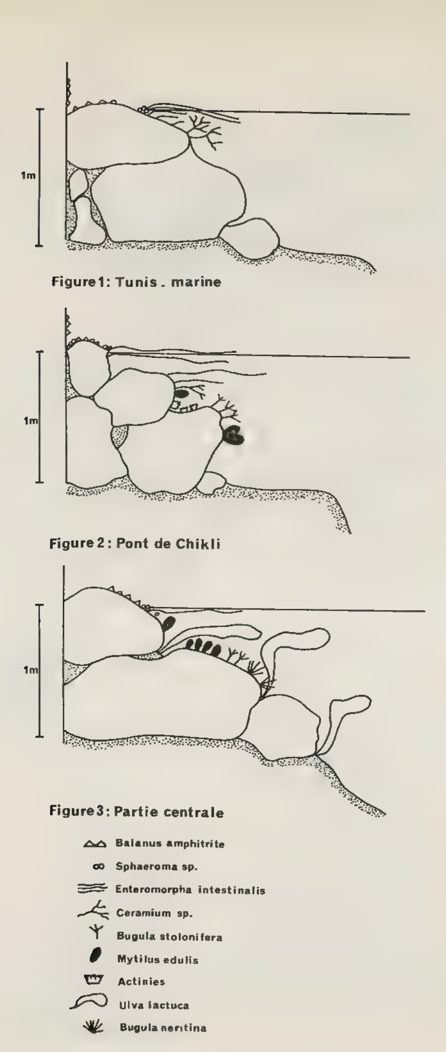
PALLARY P , 1906. - Addition à la faune malacologique du Golfe de Gabès. - **Journ. de conchyol., 54** (2), 77-95.

PALLARY P , 1912. - Sur la faune de l'ancienne lagune de Tunis. - **Bull. Soc. Hist. Nat. d'Af. du Nord, 3,** 215-228.

VUILLEMIN S., 1965. - Contribution à l'étude écologique du Lac de Tunis. Biologie de **Mercierella enigmatica** Fauvel. - **Paris, SEDES,** 556 p

ZAOUALI J., 1971 - Note sur la présence de **Standella (Eastonia) rugosa** Gmelin (Eulamelibranchia, Mactridae) dans le Golfe de Tunis. - **Bull. Inst. Océanogr. Pêches, Salammbô, 2** (1), 96-97.

ZAOUALI J., 1973 - Note sur la présence de **Perna perna** L. ( - **Mytilus africanus** Chemnitz) dans la région de Bizerte (Tunisie) ; étude quantitative du peuplement. - **Bull. Inst. Océanogr. Pêches, Salammbô, 2** (4), 637-642


1m
Figure1: Tunis . marine
1m
Figure2: Pont de Chikli
1m
Figure3: Partie centrale
Balanus amphitrite
Sphaeroma sp.
Enteromorpha intestinalis
Ceramium sp.
Bugula stolonifera
Mytilus edulis
Actinies
Ulva lactuca
Bugula neritina

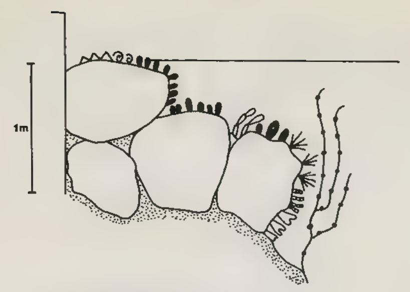



**Figure4: Région du bac**

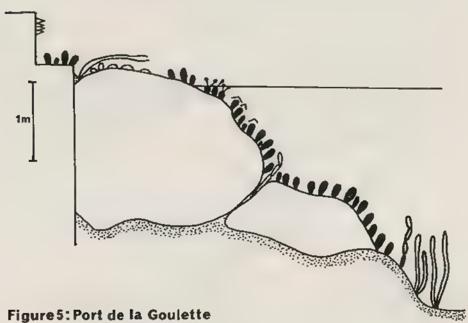



**Figure5: Port de la Goulette**

- Monodonta turbiformis
- Middendorfia caprearum
- Caulerpa prolifera
- Serpuliens
- Ascidies
- Gracilaria confervoïdes
- Chtamalus stellatus
- Corallina officinalis
- Fissurella nubecula
- Cymodocea nodosa

**Canal central du lac de Tunis:** évolution des peuplements benthiques en fonction de l'influence marine croissante

# NOTE SUR QUELQUES MOLLUSQUES QUATERNAIRES DU TIBESTI (TCHAD)

par L. CHAIX (1)

## RESUME

Une faunule de mollusques continentaux a été trouvée au nord-est du Tibesti, à 2400 m d'altitude. Elle provient d'un ancien fonds de lac-étang, daté par le C14 de 8530 ± 100 BP.

Cette faune est comparable à celles trouvées dans la moyenne terrasse de la cuvette de Bardai. Son intérêt réside dans sa composition exclusivement holarctique qui permet en comparant des faunes voisines de penser à une transition continue d'un nord-pluvial à un sud-pluvial.

## SUMMARY

A small sample of continental snails from the north-eastern Tibesti, at 2400 meters above sea level is described, coming from an ancient lacustrine sediment, 8530 ± 100 years BP old.

This fauna is similar to the snails of the middle terrace of the Bardai area.

Only holarctic species were found, suggesting a continuous transition from a north to a south-pluvial.

* * * *

Une intéressante faunule de mollusques quaternaires nous a été confiée pour étude par le professeur B. MESSERLI, de l'Institut de Géographie de l'Université de Berne (Suisse). Cette récolte a été effectuée dans le cadre d'un programme de recherches sur les hautes régions du Tibesti. Cette mission s'est déroulée durant l'été 1968 en collaboration avec le laboratoire de Géomorphologie de l'Université libre de Berlin (Station de Bardai). (MESSERLI, 1972).

Le gisement se trouve au nord-est du Tibesti, près d'un sommet de 3376 m, le Mouskorbé ; plus précisément, la récolte a été faite à 25 km au sud-ouest de ce sommet, à une altitude de 2600 m (Localisation : carte Gézenti 1/200 000 : 21 11' 18'' de latitude nord et 18 25' 45'' longitude ouest).

Du point de vue géomorphologique, le gisement se trouve au centre d'une dépression peu creusée entourée de cratères volcaniques récents et d'affleurements plus anciens composés de trachyte et de rhyolite.

D'après les recherches de FAURE sur les lacs holocènes du Sahara (FAURE, p. 139), nous pensons qu'il s'agit d'un ancien lac-étang, du type pluviomètre, comparable au Trou du Natron dans le même massif et provenant de l'accumulation des eaux pluviales sur un fond imperméable.

L'analyse du sédiment résiduel ainsi que de la faune malacologique nous permettent de le penser.

---

(1) Département d'Anthropologie. Université Genève - Suisse.

## LE SEDIMENT

Son aspect est pulvérulent et blanchâtre. Il est composé de 90 % de carbonates dont 4,8 % de dolomie (Co3MgCo3Ca).

La pauvreté en silice va de pair avec la pauvreté en diatomées. Les minéraux lourds sont essentiellement la hornblende brune, la tourmaline et l'apatite. Quelques grains de quartz ont été repérés.

L'épaisseur de cette couche varie de 80 cm à 1 m. Elle repose sur une couche basale à éléments plus grossiers rattachable sans doute à une phase de solifluxtion antérieure. Nous pouvons encore signaler la teneur élevée en matières organiques. Au-dessus en effet, et recouvrant la surface de cette couche, on trouve un encroûtement calcaire riche en tiges de joncs et en rhizomes calcifiés. Cette croûte est très comparable à celles observées dans l'Atakor au Sahara (ROGNON, p. 98, fig. 1).

Des phases d'asséchement sont attestées par 3 lignes de rivage.

## LES MOLLUSQUES

Une partie des tests recueillis a été utilisée pour une datation au C14. Elle a été effectuée au Laboratoire C14 de l'Université de Berne. La date obtenue est 8530 ± 100 BP. Cette datation correspond bien à celle donnée par les auteurs pour la grande période des lacs holocènes africains (MALEY, p. 1674). Elle est également comparable à celle de la moyenne terrasse de la rivière Bardagué (JAKEL et SCHULZ, p. 130) et de l'Enneri Zoumri (MOLLE, p. 37).

Nous avons déterminé 4 espèces, à savoir :

**Limnaea truncatula (Mull.)**
**Zonitoides nitidus (Müll.)**
**Euconulus fulvus (Müll.)**
**Succinea cf. pfeifferi (Rossm.)**

### **Limnaea truncatula** (fig. 2)

Ce petit mollusque aquatique est représenté ici par 43 individus dont 7 sont mélaniques. Ce phénomène fréquent chez les Limnées correspond à une surproduction de pigment. On peut noter en outre que les coquilles montrent un test assez épais.

Les mesures prises entrent bien dans les marges de variation de l'espèce.

| | max. | min. |
|---|---|---|
| Hauteur totale | 7 mm | 5 mm |
| Largeur maximum | 4,5 mm | 2,5 mm |
| Hauteur ouverture | 4,6 mm | 2,2 mm |
| Largeur ouverture | 3,5 mm | 1,5 mm |

La variabilité morphologique est moyenne, allant de formes assez ventrues à d'autres plus allongées.

Ce mollusque holarctique a été signalé au Tibesti par JAKEL à 1500 m d'altitude, dans une terrasse au sud d'Yebbi-Bou (GRUNERT, p. 107), ainsi que dans la moyenne terrasse de la cuvette de Bardai (HAGEDORN et JAKEL, p. 32).

MOLLE (MOLLE, p. 36) la signale encore dans la moyenne terrasse de la région de l'Enneri Zoumri.

**Succinea cf. pfeifferi** (fig. 3)

Cette Succinée que nous avons attribuée à une forme affine de **Succinea pfeifferi** (Rossm.) est représentée par 10 individus dont 6 correspondent au type et 4 sont rattachables à la **var. contortula** Baud. Notre attribution est provisoire, car actuellement, il paraît impossible de distinguer morphologiquement **Succinea pfeifferi** de **Succinea elegans**. Seul l'examen des gentitalia le permet. Ce mollusque semble présenter un caractère paléarctique net.

Voici ses dimensions :

| | max. | min. |
|---|---|---|
| Hauteur totale | 7,5 mm | 7 mm |
| Largeur maximum | 6 mm | 3,5 mm |
| Hauteur ouverture | 9 mm | 5,5 mm |
| Largeur ouverture | 4,7 mm | 2,5 mm |

Des Succinées ont été observées dans la région du Tibesti, entre autres **Succinea sp.** dans la moyenne terrasse de la cuvette de Bardai (HAGEDORN et JAKEL, p. 32) et **Succinea elegans** dans la zone de l'Enneri Zoumri (MOLLE, p. 35).

Au Sahara, ROGNON signale des Succinées dans les encroûtements calcaires de l'Atakor (ROGNON, p. 100 et 102).

Une autre espèce, africaine celle-là, **Succinea chudeaui** a été recueillie dans le Ténéré (Mission Berliet, p. 241 et 246).

**Zonitoides nitidus** (fig. 3)

Ce gastéropode terrestre est représenté par 14 individus dont 2 sont mélaniques.

Voici les mesures prises :

| | max. | min. |
|---|---|---|
| Diamètre maximum | 6,5 mm | 3,5 mm |
| Hauteur | 3,8 mm | 2,5 mm |

Cette espèce holarctique a été repérée dans le Tibesti central (Enneri Yerbigué) à 1500 m d'altitude par JAKEL (GRUNERT, p. 107).

**Euconulus fulvus**

Ce petit mollusque n'est attesté ici que par un seul individu malheureusement brisé et que nous n'avons pas figuré.

Les stries spirales bien caractéristiques de cette espèce sont visibles. Ses dimensions :

Diamètre max. : 3 mm
Hauteur : 2,5 mm

GRUNERT (GRUNERT, p. 107) signale aussi cette petite espèce holarctique à Yebbi-Bou (Tibesti central).

Les indications apportées par cette faunule malacologique sont diverses :

Nous constatons tout d'abord que seules des espèces holarctiques et peut-être paléarctiques sont représentées, à l'exclusion d'espèces africaines ou éthiopiennes.

Par contre dans d'autres sites, comme Yebbi-Bou, JAKEL a repéré 9 espèces africaines pour 8 espèces d'origine holarctique fréquentes en Europe (**Pisidium milium, Planorbis crista, Vertigo antivergo, Vallonia pulchella, Vallonia enniensis, Zonitoides nitidus** et **Euconulus fulvus**). (GRUNERT, p. 107). Dans la cuvette de Bardai, la moyenne terrasse a livré 14 espèces dont 3 seulement sont holarctiques (**Limnaea truncatula, Succinea sp.,** et **Vallonia pulchella**).

D'autre part, dans le massif de l'Atakor au Sahara, le Docteur LLABADOR signale la très forte proportion d'espèces à affinités paléarctiques ou méditerranéennes (Succinéidés et Bullins principalement) (ROGNON, p. 102).

Ces faits vont à l'encontre des affirmations de SPARKS et GROVE (1961) selon lesquelles le Tibesti n'aurait pas abrité d'espèces paléarctiques et que sa faune serait exclusivement africaine équatoriale (MALEY, COHEN, FAURE, VINCENT, p. 146).

Cette extension vers le Sud d'espèces septentrionales permet de postuler une atténuation de l'aridité.

Du point de vue paléoécologique, nous avons affaire à une faunule de type hygrophile.

**Limnaea truncatula** et **Succinea cf. pfeifferi** sont des espèces franchement hygrophiles mais pouvant supporter une dessication temporaire. Leur présence est fréquente dans les phragmitaies. Les deux autres gastéropodes, **Zonitoides nitidus** et **Euconulus fulvus** sont familiers des bords marécageux et des milieux palustres typiques. **Zonitoides nitidus** colonise très rapidement les milieux récemment exondés.

Nous pouvons ajouter que cette association est fréquente dans les marais européens. Nous l'avons souvent constatée dans les sédiments fossiles (craie lacustre ou palustre) correspondant à ces étendues d'eau holocènes.

Du point de vue climatologique, le dépôt est contemporain de l'accumulation de la moyenne terrasse, datée à l'Enneri Yebbigué de 8180 ± 70 BP.

Il semble indiquer un régime pluvial froid (nord-pluvial). Cependant HAGEDORN (HAGEDORN et JAKEL, p. 33) pense que la faible proportion d'espèces paléarctiques et holarctiques ne permet pas de l'affirmer.

En conclusion, et dans l'attente d'autres résultats, nous pourrions dire que la comparaison avec les autres gisements cités ainsi qu'avec la faune fossile du lac Bardagué (6 espèces africaines et 2 holarctiques) suggère une transition continue d'un pluvial froid (nord-pluvial) à une période plus humide et chaude (sud-pluvial).

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


FAURE H., 1969. - Lacs quaternaires du Sahara. - Mitt. Internat. Verein. Limnol., 17, 131-146, Stuttgart, Dezember 1969.

GRUNERT J., 1972. - Die Jungpleistozänen und Holozanen Flussterrassen des oberen Enneri Yerbigué im Zentralen Tibesti-Gebirge (Rép. du Tchad) und ihre klimatische Deutung. - Berliner Geogr. Abh., H 16, 105-116, Berlin 1972.

HAGEDORN H. und JAKEL D., 1969. - Bemerkungen zur Quartären Entwicklung des Reliefs im Tibesti-Gebirge (Tchad) - Remarques sur l'évolution du relief pendant le quaternaire dans le massif du Tibesti (Tchad). - Bull. de Liaison n° 23-24, ASEQUA, 25-31, Dakar.

HUGOT H.J., 1962. - Documents scientifiques des Missions Berliet Ténéré-Tchad-Arts et Métiers graphiques. Paris.

JAKEL D. und SCHULZ E., 1972. - Spezielle Untersuchungen an der Mittelterrasse im Enneri Tabi, Tibesti-

MALEY J., 1973. - Les variations climatiques dans le Bassin du Tchad durant le dernier millénaire ; essai d'interprétation climatique de l'Holocène africain. - C. R. Acad. Sc. Paris, t. 276, série D, 1673-1675.

MALEY J., COHEN J., FAURE H., ROGNON P., VINCENT P.M., 1970. - Quelques formations lacustres et fluviatiles associées à différentes phases du volcanisme au Tibesti (Nord du Tchad). - Cah. ORSTOM, sér. Géol., II, 127-152.

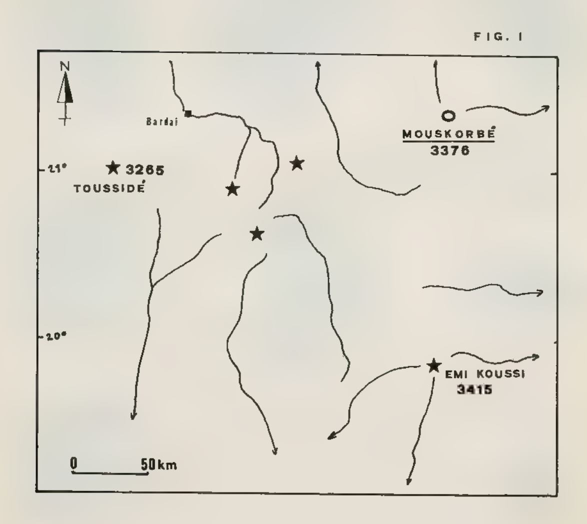
MESSERLI B., 1972. - Formen und Formungsprozesse in der Hochgebirgsregion des Tibesti. - Hochgebirgsforschung-Tibesti-Zentrale Sahara, Arbeiten aus der Hochbebirgsregion, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck-Munchen, Juli 1972.

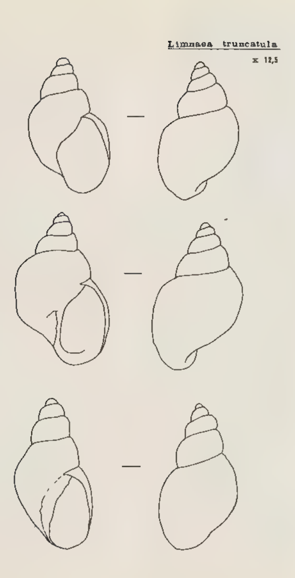
MOLLE H.G., 1971. - Gliederung und Aufbau fluviatiler Terrassenakkumulationen im Gebiet des Enneri Zoumri (Tibesti-Gebirge). - Berlin. Geogr. Abh., Heft 13, 7-54.

ROGNON P., 1961. - Les types d'encroûtements calcaires dans les vallées du Nord de l'Atakor. - Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord. t. 52, 94-103.

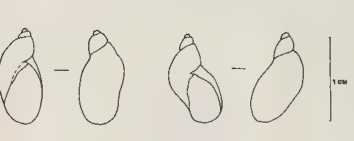
SPARKS B.W , and GROVE A.T., 1961. - Some quaternary fossil non-marine mollusca from the central Sahara. - J. Linn. Soc. London, vol. 44, 298, 355-364.

FIG. I

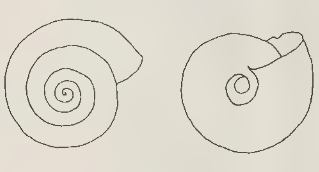





Succinea cf. pfeifferi




VAR CONTORTULA



Zonitoides nitidus

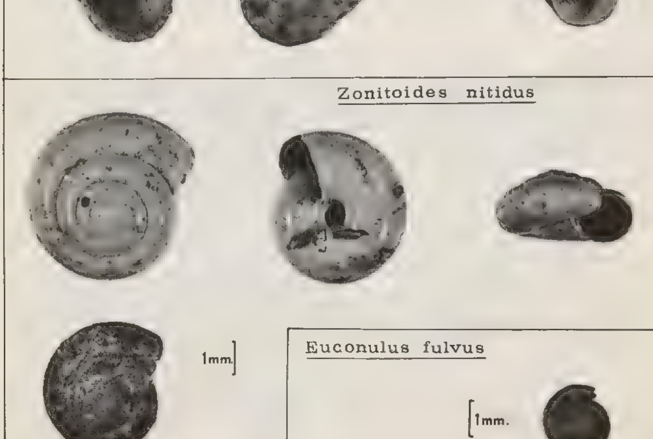
x 12,5

Limnaea truncatula

1mm.

Succinea cf. pfeifferi

1mm





# UN BIOTOPE A PTERINOPECTINIDES (*Ateyapecten scougouicus* nov. gen. nov. sp.) DANS LE DEVONIEN MOYEN DE DCHAR AIT ABDALLAH (Maroc central)

par Henri TERMIER et Geneviève TERMIER (1)


## RESUME

Description d'un Bivalve Ptérinopectinidé nouveau, conservé sous forme de fines empreintes dans une lutite du Dévonien moyen. Les côtes, non divisées, s'élargissent vers la commissure. Il s'y superpose une micro-ornementation de costules donnant, avec les lamelles d'accroissement, un fin treillissage.

## SUMMARY

Description of a new "Pterinopectinide" (Pelecypods) kept in the shape of fine prints in a lutite of the middle Devonian. The ribs, undivided, widen towards the commissure. A micro-ornementation of costules forming a trellis-work with the growing lamellas is superposed on it.


* * * *

Le Dévonien moyen de la région offre deux termes principaux :

– Un complexe de "calcaire grumeleux" riche en Goniatites (**Anarcestes plebeius, Latanarcestes lateseptatus, Agoniatites**), en Nautiloïdes et en Praecardiidés (**Panenka, Kralowna**) représente essentiellement l'Eifélien moyen. A sa partie supérieure a été trouvé plus rarement **Pinacites jugleri**. Outre les Mollusques, cet Eifélien est assez riche en Trilobites Phacopidés, **Struveaspis micromma** et **Phacops**.

– Un calcaire à polypiers, de 0 à 20 m d'épaisseur, l'épisode récifal du Givétien-Frasnien (TERMIER, 1936, p. 356-566 ; TERMIER et TERMIER, 1950b) pouvant être représenté par des faciès interrécifaux ou extrarécifaux (TERMIER et TERMIER, 1972) y compris des schistes et calcaires homogènes à Tentaculites dans lesquels nous avons décrit une flore du Dévonien moyen (TERMIER et TERMIER, 1950). Entre ces deux termes se rencontrent des lutites (2) d'un gris sombre tendant vers le violet, passant à des schistes résistants en plaquettes à Tentaculites et reposant directement sur l'Eifélien. Ce niveau, appartenant probablement à la base du Givétien, s'avère très largement réparti dans la région étudiée (bande continue de Koudiat Achek à L'Msella), atteignant une épaisseur de 40 m à Aguerd n'Asdeit (où les couches sont verticales) et 10 m au Menhar Zizouit. On le retrouve aux Aït Miane, ainsi qu'entre Tanechfout et Akerchi, sur la route du Ranch Adarouch à Azrou, au point de coordonnées LAMBERT 499-325,3. Jusqu'à présent, il s'était révélé très pauvre en fossiles, mis à part des Tentaculites, le plus souvent mal conservés, des débris de Trilobites Phacopidés (**Struveaspis**) et de rares Goniatites (**Foordites** ou **Agoniatites** en l'absence de suture conservée).

---

(1) Université de Paris VI, Département de Géologie Structurale, 4, place Jussieu - 75230 PARIS CEDEX 05.

(2) Il s'agit de grès extrêmement fins dont la composition chimique est $SiO_2$ 67,99 ; $Al_2O_3$, 7,91 ; $Fe_2O_3$, total 3,64 ; MnO, 0,06 ; CaO, 6,64 ; $Na_2O$, 0,15 ; $K_2O$, 1,98 ; $TiO_2$, 0,53 ; perte au feu, 9,1 (Analyse C.R.P.G. (C.N.R.S.), Nancy).

A 250 m au Nord de Tiberkanine, où les lutites violettes affleurent très largement, au point 479,55-292,25 (coord. LAMBERT), le ravin Tazert bou Ateya nous a fourni plusieurs fragments de valves (droites surtout) de grands Pectinacés, inconnus jusqu'alors dans ces régions. Ils sont accompagnés d'empreintes mal conservées de **Glossites cf. depressus** Hall, genre fouisseur rapporté aux Pholadomyidés.

## Famille **Pterinopectinidae** (NEWELL, 1938)

### Genre **Ateyapecten** nov. gen.

Espèce-type : **A. scougouicus** nov. sp., du Dévonien moyen du Maroc Central.

**Derivatio nominis :** **Ateyapecten**, de Tazert bou Ateya, ravin où ont été récoltés les exemplaires.

**Diagnose :** Limbe dorsal au crochet. Ornementation de côtes radiaires toutes semblables et dont le nombre paraît fixé dès le jeune âge.

**Affinités :** **Ateyapecten** se rattache aux Ptérinopectinidés. Son ornementation le distingue de **Newellipecten** et serait plus proche de **Fascineyellipecten** (RUZICKA, PRIBYL et PRANTL, 1959) du Dévonien inférieur de Bohême. Mais son limbe dorsal est tout à fait original. Une disposition comparable paraît exister chez **Pseudaviculopecten** Newell, du Givétien américain, dont la coquille est plus oblique et les oreillettes plus développées. **Lyriopecten** Hall, du Givétien-Frasnien d'Amérique du Nord et d'Europe est sans doute le genre le plus voisin d'**Ateyapecten** ; plusieurs grandes espèces à oreillettes courtes ont une ornementation plus complexe et le crochet atteint toujours le bord dorsal (Mc ALESTER, 1962). **Ateyapecten** reste donc distinct de ces formes. On peut encore poser la question d'un rapprochement lointain aux Posidoniidés du groupe triasique de **Daonella**, dont le crochet est moins saillant.

### **Ateyapecten scougouivus** nov. sp.

pl. 1-2 ; texte fig. 1

Matériel étudié :
Holotype : pl. 1, fig. 1.

**Derivatio nominis :** **scougouicus**, Aït Scougou, tribu berbère habitant la région.

**Locus typicus :** lieu-dit Tazert bou Ateya, proche du village Dchar Aït Abdallah.

**Stratum typicum :** lutites violettes de la base du Givétien.

**Diagnose :** caractères du genre. Les côtes radiaires portent une microornementation treillisée.

#### DESCRIPTION :

**Forme générale :**

La coquille, subcirculaire, offre un crochet prosogyre voûté. Nous disposons d'une valve droite presque complète, dont les côtes sont beaucoup plus espacées vers l'avant que dans le reste de la coquille. Une autre valve droite montre l'aire ligamentaire, ininterrompue, à bord dorsal rectiligne, véritable limbe qui déborde le crochet du côté dorsal, il est presque lisse, avec de fines stries d'accroissement sinueuses à l'arrière, indiquant une légère oreillette, et, à l'avant, des stries encore plus faibles, croisées par de faibles côtes.

**Ornementation :**

La coquille est ornée de côtes non divisées, régulièrement disposées en éventail, leur largeur croissant régulièrement depuis le crochet, où elles sont excessivement fines, jusqu'à la commissure des valves ; elles sont plus larges et espacées dans les parties latérales de la coquille qu'au voisinage de son axe. Il n'y a pas de côtes intercalaires. Cependant, de fines costules sculptent les côtes et leurs intervalles, produisant avec les stries d'accroissement une microornementation treillissée.

La coquille offre aussi d'importants arrêts de croissance au niveau desquels la costulation peut s'interrompre. Le rapport de la largeur des côtes à celle des intervalles varie suivant les régions de la coquille. Sur les côtes, les stries d'accroissement sont convexes vers la commissure, donc en avance par rapport aux intervalles où elles sont concaves et à l'inverse d'**Aviculopecten** (WATERHOUSE, 1969).

L'ornementation évolue avec l'âge. Les côtes (48 sur l'exemplaire le mieux conservé) existent, serrées, sur le crochet ; puis elles s'écartent, laissant des espaces de plus en plus larges. Jusqu'à 37 mm du crochet, une côte sur cinq prédomine légèrement ; puis, subégales, à section semi-circulaire, elles portent de fortes lames d'accroissement ; enfin, elles s'aplatissent, prennent une section quadrangulaire, et les costules disparaissent.

**Ecologie :**

Le sédiment des lutites violettes est une boue très fine, quartzeuse, à minces débris de nacre (venant peut être des coquilles d'**Ateyapecten**). L'absence d'échancrure byssale, l'extrême minceur du test, la forme équilibrée de la coquille, suggèrent une vie libre, comme celle des **Pecten** actuels. Cette vue est renforcée par la coexistence de Tentaculites, d'habitus pélagique. La présence de forts arrêts de croissance indique que ce Mollusque vivait à faible profondeur et subissait l'action de saisons rigoureuses. Les côtes radiaires, soutien de la coquille (RUZICKA, PRIBYL et PRANTL, 1959), composant un seul cycle, et la voûte accentuée du crochet sont le fait d'un animal peu spécialisé. D'ailleurs la présence de **Glossites** incite à une comparaison écologique d'ensemble avec la faune du Chemung (Mc ALESTER, 1962), liée au delta frasnien des Catskill. Si l'on note les arrêts saisonniers d'**Ateyapecten** et de **Lyriopecten**, qui vécurent à des périodes géologiques relativement proches et sur des aires alors voisines (bien avant l'ouverture de l'Atlantique), on peut conclure, dès la fin du Dévonien moyen et au début du Dévonien supérieur, à des saisons tranchées, avec des hivers semblables à ceux de la zone tempérée actuelle. La relative abondance de végétaux terrestres dans le niveau suivant les pélites violettes, desquelles l'extension est inusitée (au moins 39 km vers le Nord Est), suggère une décharge de matériaux fins apportés du continent par un fleuve pendant une partie du Givétien.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Mc ALESTER A.L., 1962. - Upper Devonian Pelecypods of the New-York Chemung Stage. - **Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univer.**, 16, 83 p., 32 pl.

RUZICKA B., PRIBYL A et PRANTL F , 1959 - Some pectinoid pelecypod from the Silurian and Devonian of central Bohemia. - **Acta Mus. Nat. Pragae**, 15, (B) : 1-47.

TERMIER H., 1936 - Etude géologique sur le Maroc Central et le Moyen Atlas septentrional. - **Serv. Géol. Maroc**, Notes et Mém. n° 33, 4 vol., 1566 pages, 29 tableaux, 37 planches.

TERMIER H. et TERMIER G , 1950. - La flore eiféhenne de Dechra - Aït - Abdallah (Maroc Central). - **Bull. Soc. Géol. Fr.**, Paris, 5 (20) : 197-224.

TERMIER G. et TERMIER H., 1950 b. - Paléontologie marocaine, II (3), 247 p., pl. 123-183.

TERMIER H. et TERMIER G., 1972. - Nouvelles données sur la tectonique du Bled Ait Scougou (Maroc Central). - **C. R. Acad. Sci.**, Paris, 275, p. 1855-1857.

WATERHOUSE J.B., 1969. - Growth lamellae on the type species of the upper paleozoic bivalves. **Aviculopecten** Mc Coy. - **Journ. of Pal.**, 43 (5) : 1179-1183.

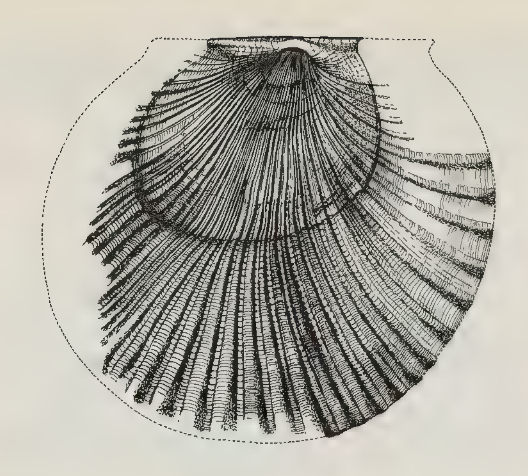


PLANCHE 1

Fig. 1 - Valve droite assez complète, montrant l'obliquité du crochet, les différents espacements des côtes selon leur position, et 3 arrêts de croissance.
x 1,45.

Fig. 2-4 - Région du crochet et limbe ligamentaire dorsal d'une valve droite. 2 et 4 : l'empreinte elle-même (moule externe) montrant la disposition des côtes.
fig. 2 x 3,2 fig. 4 x 1,45
3 : moulage restituant l'aspect de la coquille. x 2.

Fig. 5 - Autre valve droite, montrant la prévalence de certaines côtes ainsi qu'un net arrêt de croissance.
x 2,2

Fig. 6 - Fragment de valve gauche. x 2

Fig. 7 - Autre valve droite montrant la prévalence de certaines côtes, un fort arrêt de croissance, ainsi que des ondulations peut-être dues à la sous impression d'une autre coquille.
x 2

3

1

6

2

4

7

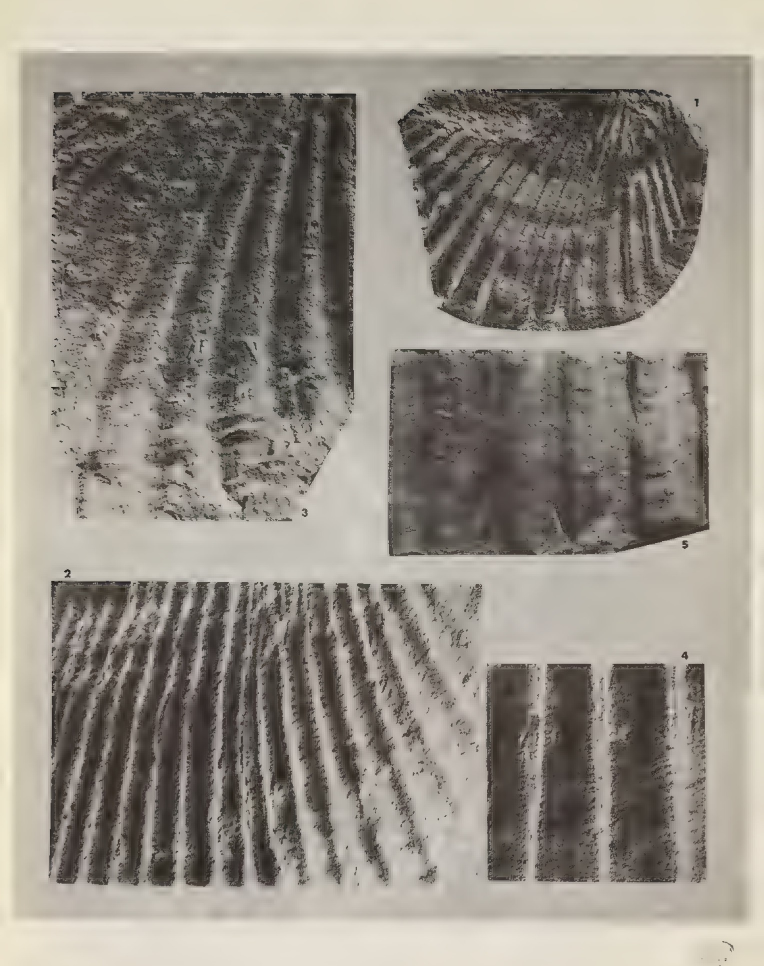
5

PLANCHE 2

Fig. 1 - Moulage d'une valve droite dépourvue du crochet, montrant la zone des côtes à section arrondie coupée par de fortes lames d'accroissement.
x 1,7.

Fig. 2-3 - Parties grossies de l'exemplaire figuré pl. 1, fig. 1, destinées à montrer la microornementation treillisée sur les côtes et les intervalles.
fig. 2 x 4,16
fig. 3 x 3.

Fig. 4-5 - Fragment de coquille adulte à côtes aplaties ;
4 : Moulage (lumière venant de gauche) montrant quelques costules dans les intervalles.
x 5,15.
5 . Empreinte naturelle positive (lumière venant de droite) ; dans ces deux fragments on voit bien l'avance de croissance, matérialisée par les stries sur les côtes.


1
2
3
4
5

# INTRODUCTION A LA BIOGEOGRAPHIE DES MOLLUSQUES TERRESTRES DE FRANCE

par Henry CHEVALLIER (1)


## RESUME

La faune malacologique continentale de la France correspond à 2 régions malacologiques : la région européenne (= septentrionale) et la région méditerranéenne, de la grande zone paléarctique. Ces deux régions se subdivisent en districts. Les districts qui intéressent la France sont les districts : germanique (ou médio-européen), alpin, atlantique, pyrénéen (pour la région européenne), italo-provençal et hispanique (pour la région méditerranéenne). Le nombre d'espèces de Mollusques terrestres actuels de France peut s'évaluer très approximativement à 250. On peut y distinguer des espèces "tempérées", des espèces "froides" et des espèces "chaudes".

## SUMMARY

The non-marine Molluscs of France fall into 2 malacological regions : the european region (= northern region) and the mediterranean region, of the great palearctical area. These two regions are subdivised into districts. The districts which concern the french territory are the german (= medio-european), the alpine, the atlantic and the pyrenean districts (for the european region) and the italo-provençal and the hispanic districts (for the mediterranean region). The number of species of present Land-Molluscs in France can be estimated about 250. These species can be classed into 3 categories : "temperate", "cold" and "warm" species.


* * * *

## I - REGIONS ET DISTRICTS MALACOLOGIQUES DU SYSTEME EUROPEEN

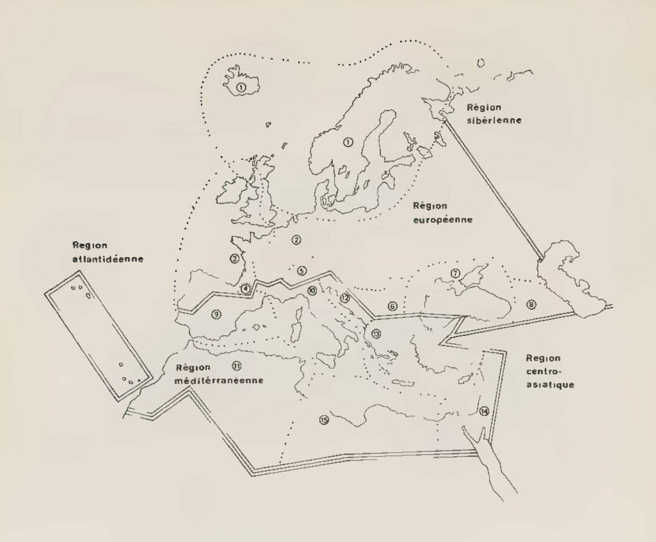
La biogéographie des Mollusques terrestres en France ne peut se comprendre que si on l'envisage dans le cadre du système européen.

Dans les pays européens et méditerranéens nous pouvons distinguer un assez grand nombre d'ensembles faunistiques malacologiques en suivant les travaux et les classifications de P. FISCHER (1880), J.W. TAYLOR (1900), KOBELT (1904) et FORCART (1965).

La faune malacologique continentale du système européen s'inscrit dans la grande zone paléarctique. Cette zone, s'étendant des îles de l'Atlantique à l'Extrême Orient, comprend plusieurs régions malacologiques : les régions atlantidéenne (îles de l'Atlantique), européenne ("région septentrionale" de P. FISCHER), méditerranéenne, sibérienne, centro-asiatique (Iran, Irak, Nord de l'Arabie, Turkestan, Afghanistan et Thibet), chinoise et japonaise.

---

(1) Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue Buffon - 75005 PARIS.




## LEGENDE DE LA CARTE

Régions et districts malacologiques de la zone paléarctique occidentale (légende de la notation des districts dans le texte).

Les deux régions paléarctiques qui intéressent la France sont la région européenne et la région méditerranéenne. Dans chacune de ces régions on peut reconnaître les districts malacologiques qui sont :

- Pour la région européenne, les districts :

1) scandinave (ou holarctique),
2) germanique (ou médio-européen),
3) atlantique,
4) pyrénéen,
5) alpin,
6) nord-balkanique,
7) pontique,
8) caucasien.

- Pour la région méditerranéenne, les districts :

9) hispanique,
10) italo-provençal,
11) maghrébin,
12) dalmate,
13) hellado-anatolien,
14) le district du Proche-Orient et
15) celui de la Lybie méditerranéenne.

Ce découpage est illustré par la carte ci-dessous.

On peut subdiviser certains de ces districts en sous-districts. Nous allons voir cela pour le territoire français.

## II - DISTRICTS MALACOLOGIQUES EN FRANCE

Nous voyons que la France comprend comme districts malacologiques :

A) Un district germanique couvrant une grande partie de ses régions orientales et sans doute une partie du Massif Central. Il est caractérisé par des espèces de plaines et de plateaux de l'Europe moyenne, centrale et orientale : **Milax rusticus, Vitrina major, Eulota fruticum, Helix pomatia, Petasina unidentata...**

B) Un district alpin comprenant des espèces propres à ce massif montagneux **Cepaea sylvatica, Trichia villosa, Petasina edentula, Chilostoma zonata, Ch. alpina,** les **Isognomostoma...**

C) Un district atlantique couvrant le Sud-Ouest, les pays de l'Ouest, la Normandie et le Boulonnais (espèce caractéristique : **Hygromia limbata**). Dans ce district on pourrait différencier trois sous-districts :

1) Dans le Nord, un sous-district "britannique" renfermant des espèces vivant aussi en Angleterre (**Trichia striolata, Monacha cantiana, Asfordia granulata**).

2) A l'Ouest un sous-district "océanique" ou "lusitanien" avec **Ponentina revelata** et **Elona quimperiana**.

3) Un sous-district "sous-pyrénéen" comprenant des espèces limitées au Sud-Ouest ou seulement aux contreforts pyrénéens : **Retinella incerta, Trissexodon constricta, Laminifera pauli, Cryptazeca monodonta, Chondrina farinesii, Ch. bigorriensis, Abida bigerrensis...**

D) Un district pyrénéen comprenant des espèces montagnardes : **Vitrinopugio pyrenaicus, Pyrenaeria carascalensis, Abida occidentalis, A. partioti, A. pyrenaeria, Cochlostoma partioti...**

Dans la région méditerranéenne on trouve des espèces à large distribution (**Zonites algirus, Eobania vermiculata, Caracollina lenticula, Leucochroa candidissima, Helicella cespitum, Trochoidea pyramidata,** les **Cochlicella, Rumina decollata, Ferussacia follicula...**) et des espèces appartenant aux deux districts méditerranéens intéressant la France.

E) Le district italo-provençal qui se subdivise en deux sous-districts :

1) Un sous-district liguro-provençal avec pour espèces *Ariunculus mortilleti*, *Limax punctulatus*, *Macularia niciensis*, *Hygromia cinctella*, plusieurs Helicellinés propres à la Provence, *Pomatias sulcatum*..

2) Un sous-district corse avec des espèces uniques à l'île : *Limax corsicus*, *Cyrnotheba corsica*, *Tacheocampylaea raspaili*.

F) Le district hispanique (sous-district catalan) avec *Jacosta explanata*, *Otala apalolema*, *Mastigophallus rangi* (endémique), *Elona? pyrenaica* (endémique ? )...

## III - CLASSIFICATION BIOGEOGRAPHIQUE DES MOLLUSQUES TERRESTRES DE FRANCE

Le nombre d'espèces de Mollusques terrestres actuels de France peut s'évaluer aux alentours de 250. Ces espèces se classent en trois catégories espèces "tempérées", espèces "froides" et espèces "chaudes", chaque catégorie représentant très approximativement le tiers de l'ensemble.

### A) ESPECES TEMPEREES :

Ce sont les espèces caractéristiques des districts germaniques et atlantiques ainsi que des espèces ubiquistes comme *Arion hortensis*, *Deroceras reticulatum*, *Limax maximus*, *Oxychilus draparnaudi*, *Monacha cartusiana*, *Helicigona lapicida*, *Helicella itala*...

### B) ESPECES FRO DES ·

Ce sont les espèces propres à la haute montagne (districts alpin et pyrénéen) ainsi que des espèces "holarctiques" (appelées aussi "boréo-alpines") dont l'aire de répartition s'étend jusqu'à la Scandinavie et l'Irlande (*Arion subfuscus*, *A. circumscriptus*, *Deroceras laeve*, *D. agreste*, *Limax cinereoniger*, *Arianta arbustorum*, *Trichia hispida*, certains Clausiliidés, les *Vallonia*, les *Ena*, *Pupilla muscorum*, les *Columella*,. certains *Vertigo*, les *Cochlicopa*, les *Carychium*).

Ces espèces vivaient au Pléistocène dans les toundras et les forêts "froides" de l'Europe non méditerranéenne. Après la période glaciaire elles colonisèrent les régions de montagne et l'Europe septentrionale jusqu'alors occupées par les glaces. Certaines parvinrent aussi à s'adapter aux plaines et aux plateaux "tempérés".

### C) ESPECES CHAUDES .

Ce sont toutes les espèces méditerranéennes ainsi que des espèces "atlanto-méditerranéennes" comme *Limax flavus*, *Deroceras caruanae*, *Milax sowerbyi*, *Helix aspersa*, *Helicella neglecta*, *H. virgata*... La colonisation du district atlantique par une espèce chaude peut être récente et même se poursuivre de nos jours (*Euparypha pisana*, *Cochlicella acuta*).

## IV - CONCLUSIONS

Ainsi que je l'ai souligné (CHEVALLIER, 1971), beaucoup d'études et de prospections restent à effectuer dans le domaine de la taxonomie et de la biogéographie des Mollusques continentaux de France. Une grande partie des travaux faunistiques date du siècle dernier. La faune de certains départements reste inconnue ou mal connue, ce qui ne permet pas actuellement de délimiter avec précision les districts malacologiques (en particulier la séparation entre le district atlantique et le district germanique) et d'établir rigoureusement la répartition des espèces.

La cartographie des espèces, entreprise par la Commission Faunistique Continentale de la Société Française de Malacologie (CHEVALLIER, LECOMTE, LUCAS et REAL, 1973), permettra sans doute de mieux cerner les problèmes biogéographiques que présentent les Mollusques continentaux en France.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHEVALLIER H., 1971. - Inventaire des Mollusques continentaux actuels de la France, **Haliotis,** Brest, **1,** p. 57-58.

CHEVALLIER H., LECOMTE V., LUCAS A et REAL G., 1973 - Cartographie des Mollusques continentaux actuels de la France, **Haliotis,** Caen, **3,** p. 195-197

FISCHER P., 1880-1887. - Manuel de Conchyliologie, **Savy éd.** Paris, 1369 p., 1138 fig., 23 pl. + 1 carte.

FORCART L., 1965. - Rezente Land-und Süsswassermollusken der süditalienischen Landschaften Apulien, Basilicata und Calabrien. - **Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 78,** p. 59-184.

GERMAIN L., 1930-1931 - Faune de France, **21-22.** Mollusques terrestres et fluviatiles. - **Lechevalier édit.,** Paris, 2 vol. 897 + XIV p., 860 fig., 26 pl. (615 fig.).

KOBELT W., 1904. - Unsere heutige Kenntniss der europäischen Binnen-Conchylien, etc. in E.A. ROSSMASSLER, Iconographie der Land-Süsswasser-Mollusken. - **Kreidel éd.,** Wiesbaden, n.f., 11, 342 p., 6 cartes.

TAYLOR J.W., 1894-1900. - Monograph of the land & freshwater Mollusca of the British Isles. **Taylor Br. édit.,** Leeds. Vol. I, 453 p., 743 fig., 6 pl.

# REPARTITION EN FRANCE DE *Malacolimax tenellus* (Nilsson, 1822)

par Henry CHEVALLIER (1)

RESUME

La position systématique de *Malacolimax tenellus* (Nilsson) est discutée. Des précisions sont données sur son écologie, son cycle biologique et sa répartition géographique.

SUMMARY

The systematic position of *Malacolimax tenellus* (Nilsson) is discussed. Some data are given about his ecology, biological cycle and his geographical distribution.

## I - POSITION SYSTEMATIQUE DE L'ESPECE

Classe : Gastropoda - Sous-classe : Euthyneura - Infra-classe : Pulmonata - Ordre : Stylommatophora - Sous-ordre : Sigmurethra - Infra-ordre : Aulacopoda - Super-famille : Zonitacea - Famille : Limacidae - Sous-famille : Limacinae - Genre : *Malacolimax* Malm, 1868.

## II - ICONOGRAPHIE ET SYNONYMIE

*Limax tenellus* NILSSON, 1822 - *Limax fulvus* NORMAND, 1852 - BAUDON, 1871, pl. 4, fig. 1, 2 (animal), 3 (machoire) et 4 (limacelle) - *Limax tenellus* TAYLOR 1903, p. 73, fig. 91 (radula), 1905, pl. 10, fig. 1-3 (var. de coloration) et 4 (juv.) - *Malacolimax tenellus* GERMAIN, 1930, p. 99, fig. 42 (génitalia) et *Lehmannia fulva*, ibid, p. 90 - *Limax tenellus* QUICK, 1960, fig. 13 (anatomie) - ADAM, 1960, pl. C, fig. 5 (animal) - *Malacolimax tenellus* LUPU, 1971, fig. 8A (radula) et 9A (génitalia) - *Limax (Malacolimax) tenellus* WIKTOR, 1973, fig. 25-26 (animal), 109-114 (anatomie) et 251-252 (limacelle).

Le nom de l'espèce a été fourni en premier par MULLER (1774) mais *Limax tenellus* Muller est une *species dubia*.

*Limax fulvus* Normand est synonyme de *L. tenellus* Nilsson, ainsi que le reconnaît TAYLOR mais, par suite d'une erreur d'interprétation anatomique, POLLONERA (1887) croira voir dans l'espèce de NORMAND une espèce distincte du genre *Agriolimax*. Cette erreur sera reprise par GERMAIN qui classera *L. fulvus* dans le genre *Lehmannia*. Le nom de genre (*Malacolimax*), choisi par GERMAIN et par LUPU pour *L. tenellus*, me paraît justifié : la taille de l'espèce, son pénis court, sa radula particulière et son mode d'accouplement la distinguent des autres espèces du genre *Limax*.

(1) Muséum National d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55 rue de Buffon, PARIS 5e.

## III - POLYCHROMATISME

Les variétés de coloration de l'espèce sont peu nombreuses :

var. *cerea* Held, 1849 : corps jaunâtre avec des bandes peu marquées sur les flancs et le bouclier,

var. *immaculata* Dumont et Mortillet, 1852 : corps jaune vif sans bandes,

var. *fulva* (Normand, 1852) Taylor, 1903 : corps roussâtre, le dos brunâtre,

var. *cincta* Heynemann, 1862 : corps jaunâtre à bandes marquées, surtout sur le bouclier.

## IV - ECOLOGIE ET CYCLE BIOLOGIQUE

Espèce sylvicole fréquentant surtout les bois de conifères. Se nourrit de champignons même vénéneux dans lesquels elle s'abrite souvent. Dans les Alpes françaises je l'ai récoltée à 1240 m d'altitude au col Bayard (nord de Gap) et vers 1500 m dans la haute vallée de l'Isère. Elle atteint 2200 m dans les Alpes suisses (MERMOD, 1930).

L'accouplement s'effectue au sol comme chez les *Deroceras*. KUNKEL (1934) l'a décrit et figuré ainsi que l'embryologie de l'espèce. Les pontes ont lieu en automne, selon ADAM ; de novembre à mars, en Grande-Bretagne, d'après QUICK. La durée de vie semble être de un an.

Un cas de parasitisme de *M. tenellus* par des larves de Trématodes a été signalé par LUPU (1970) : l'animal parasité présentait un génitalia non développé.

## V - DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

Russie d'Europe (sauf au sud de Karkhov), Roumanie, Pologne, Europe moyenne, Sud de la Scandinavie, Grande-Bretagne, Pays-Bas, Belgique (rare), France, Alpes du Piémont.

En France l'espèce a été mentionnée, au 19e siècle, dans le Nord Est, le Bassin Parisien, à Dijon, à Saint-Saulge (Nièvre), à Vire (Calvados), à Fontenay (Vendée), en Gironde, près de Bayonne, dans l'Hérault et dans le Nord des Alpes. Nous l'avons retrouvée dans le Bassin Parisien, en Basse Normandie, dans la Somme, au sud de Blois, dans les Alpes, le Jura, et dans le Cantal. Nous ne l'avons pas retrouvée dans l'Ouest.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ADAM W., 1960. - Faune de Belgique. Mollusques, T 1 . Mollusques terrestres et dulcicoles. - **Patr. Inst. roy. Sci. nat. Belg.**, Bruxelles, 402 p., 4 pl.

BAUDON A , 1871. - Mémoire sur les Limaciens du département de l'Oise, **D. Pere impr.**, Beauvais, 22 p., 4 pl. **(extr. des Mém. Soc. acad. Oise, 7**, p. 189-208).

GERMAIN L., 1930. - Faune de France, **21** : Mollusques terrestres et fluviatiles (1ère partie). - **Lechevalier édit.**, Paris, 477 + 8 p., 13 pl.

KUNKEL K., 1934. - Zur Biologie des **Limax tenellus** Nilsson, mit besonderer Berücksichtigung der Kopula, **Zool. Jachrb. Abt. allg. Zoo.** Jena, **53** (4), p. 553-566, pl. 4.

LUPU L., 1970. - Contribution à l'étude des Limacidés de Roumanie. - **Trav. Mus. Hist. Nat. «Grigore Antipa»**, Bucuresti, **10**, p. 61-71.

LUPU L., 1971. - Le conspectus de la famille des Limacidés de Roumanie, avec quelques considérations systématiques basées sur des caractères d'anatomie comparée. - **Ibid., 11,** p. 121-137.

MERMOD G. (et PIAGET J.), 1930. - Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Gastéropodes. - **Mus. Hist. Nat.,** Genève, fasc. 18, 583 p.

POLLONERA C., 1887. - Intorno ad alcuni Limacidi europei poco noti. - **Bull. Mus. Zool. Anat. comp.** Torino, 2, (21), p. 1-4, pl. 1.

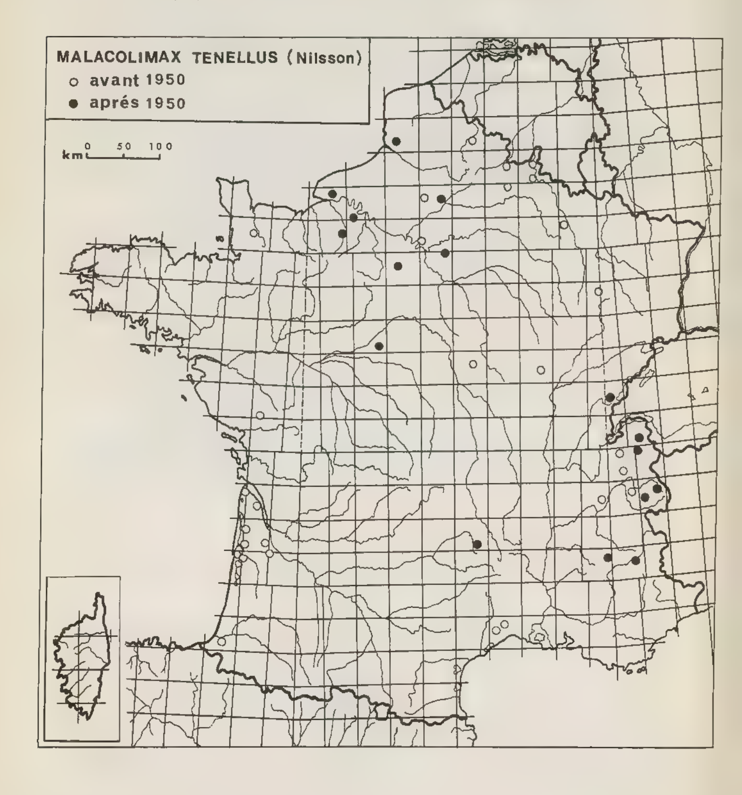
QUICK H.E., 1960. - British Slugs (Pulmonata · Testacellidae, Arionidae, Limacidae). - **Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.** London, 6 (3), p. 163-226, 2 pl.

TAYLOR J.W., 1902-1905. - Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles (vol. II, Testacellidae. Limacidae. Arionidae). - **Taylor Brothers édit.,** Leeds, 312 p., 25 pl.

WIKTOR A., 1973 - Die Nacktschnecken Polens Arionidae, Milacidae, Limacidae (Gastropoda, Stylommatophora).- **Polska Akad. (Monogr. Fauny Polski. 1),** Warszawa, 182 p., pl. (289 fig.).

CARTE

Répartition en France de **Malacolimax tenellus** (Nilsson, 1822) - Carte dressée en 1973 (l'Est de la France n'a pas été prospecté).



# CONCEPTION D'UN ELEVAGE INDUSTRIEL
## d'*Helix aspersa* Müll.

par V. LECOMTE (1)

### RESUME

Cet article est une mise au point des problèmes que soulève la conception d'un élevage de type industriel d'une espèce de Mollusque comestible. Nous avons essayé de relier ces problèmes à ceux, plus généraux, que pose la conservation des souches naturelles menacées dans leur ensemble.

### SUMMARY

This study is a review of the problems which are mooted by the conception of an industrial breeding of the edible snails. We have tried to join them to the more general problem of the conservation of the natural populations.

* * * *

Les statistiques relatives au marché des escargots de consommation montrent l'intérêt que peut présenter la réussite d'un élevage de type industriel. Certaines personnes craignent le concept "industriel". Néanmoins il est évident que la seule façon d'approvisionner régulièrement le marché est de contrôler la production afin de pouvoir répondre à toute demande, et de ne plus être tributaire d'un ramassage qui devient, d'ailleurs, de plus en plus problématique. C'est aussi une manière de protéger les milieux et leurs populations naturelles, puisque l'élevage est un moyen efficace de préservation des espèces en voie de disparition. Dans certaines régions, naguère réputées, il devient aujourd'hui difficile de trouver des Gastéropodes comestibles : le ramassage intensif, l'arrachage des haies, le remembrement et l'emploi massif de certains pesticides de synthèse ont contribué grandement à leur raréfaction.

Les essais d'élevage ne sont pas récents et des ouvrages du siècle dernier donnent déjà des renseignements sur la manière de monter un élevage en plein air (HEIN, 1952, KAUFFMANN, CADART, 1955, JUNGWIRTH, 1970). Nous pensons, quant à nous, que ces systèmes adaptés à la production familiale ne peuvent être exploités tels quels pour passer au stade inudstriel et que la recherche d'une technique doit suivre d'autres voies.

Le choix de l'espèce à élever s'avère délicat car il conditionnera en particulier toute la phase de préparation du produit et sa commercialisation. De plus, en France, où la gastronomie est reine, une simple erreur sur le plan gustatif pourrait annuler la somme d'efforts que constitue le lancement de l'opération. Pour nous, d'après quelques sondages effectués dans plusieurs régions de France, il s'avère qu'*Helix aspersa* Müll est une espèce très appréciée.

---

(1) I.N.R.A. - Laboratoire de Zoologie - 16, rue Dufay - 76100 ROUEN.

Ce Mollusque appelé Petit-Gris a, en général, sa période de ponte au mois de juin , parfois on peut en compter une seconde au mois de septembre, mais nous ne connaissons pas la fraction de population intéressée par cette dernière ponte. Les œufs incubent dans la terre pendant trois semaines environ, cette durée étant étroitement liée aux conditions du milieu (température, humidité). A l'entrée de l'hiver, la coquille de l'animal mesure 7 à 10 mm de diamètre en première année et 25 mm environ en seconde année. La taille définitive est acquise lors de la troisième année et le diamètre de la coquille atteint alors 33 mm. L'escargot passe la mauvaise saison à l'abri des feuilles mortes et des débris végétaux accumulés au pied des haies dans les fissures de murs ou de rochers. Pendant cette période il consomme ses réserves, son taux de glycogène décroît régulièrement, le nombre de pulsations cardiaques devient très faible, les échanges respiratoires sont réduits au minimum et les pertes d'eau par évaporation évitées grâce à l'obturation de la coquille par un ou plusieurs épiphragmes de mucus séché. D'autres phénomènes physiologiques apparaissent pendant cette période, en particulier au niveau des productions hormonales. Nous ne devons pas confondre cette phase, en fait très active sur le plan physiologique, avec un simple repos , nous sommes ici en présence d'un phénomène apparenté à la diapause des Insectes. Par contre l'été, dans la nature, les animaux réagissent aux mauvaises conditions du milieu par un arrêt de développement, Celui-ci reprend dès que les facteurs externes redeviennent favorables. Ce phénomène correspond à une quiescence, simple repos qui permet à l'animal de ne pas souffrir et d'attendre le retour de conditions meilleures. La quiescence, contrairement à la diapause n'est pas obligatoire, elle n'apporte rien à l'animal. L'accouplement a lieu en mai-juin, à partir de la troisième année d'existence, et la ponte, en terre, suit quelques temps après (2 à 3 semaines).

Je ne parlerai pas davantage du cycle de l'espèce dont la biologie présente encore à l'heure actuelle de nombreuses inconnues. L'important est de considérer l'intérêt actuel d'études fondamentales pour la mise au point d'une technique d'élevage. Cet intérêt est d'ailleurs ressenti à travers les demandes multiples que nous avons enregistrées, émanant de divers horizons, et qui nous ont conduit à élaborer un programme de recherche. Nous travaillons sur cet aspect fondamental du problème depuis un certain temps et nous commençons à entrevoir quelques solutions, tout au moins au stade expérimental. La transposition au niveau industriel ne sera pas immédiate. A ce stade nous prévoyons qu'un certain nombre de difficultés liées à l'industrialisation du produit apparaîtront.

En premier lieu, un élevage de type industriel ne peut admettre une forte mortalité néo-natale or, l'abaissement de la mortalité est en contradiction avec les principes de sélection qui s'inscrivent dans le cadre de la dynamique des populations naturelles. Toute protection artificielle s'exerce au bénéfice des éléments les plus faibles de la population. Le risque est donc de sélectionner involontairement des animaux aux qualités médiocres, de fécondité plus faible et moins résistants vis à vis des germes pathogènes. Les affections dont souffrent certaines races de bétail domestique nous montrent que ce risque n'est pas à négliger. Il nous semble prudent d'organiser un système de liaisons avec les souches sauvages, tout en protégeant celles-ci, afin de renouveler de temps à autre le stock génique et d'éviter les conséquences d'une banalisation de génotype qu'occasionne une trop grande consanguinité. Les études de génétique des populations ne sont pas encore assez nombreuses ni les recherches assez avancées, pour nous permettre d'apprécier le bien fondé d'une telle théorie ; seule l'analogie avec les élevages d'animaux appartenant à des groupes zoologiques extrêmement différents nous incite à prendre en considération.

En second lieu, les manifestations de l'effet de groupe, qui ont fait l'objet d'études très documentées chez les insectes et chez de nombreux vertébrés, sont par contre ici encore inconnues. Or, ce phénomène psychophysiologique agit généralement pour exciter ou inhiber les processus de croissance, de reproduction, de nutrition ou de relation. La très haute concentration du système nerveux de l'escargot montre que nous sommes en présence d'un organisme évolué pouvant s'adapter finement aux variations des facteurs du milieu. L'étude du comportement conduit à la recherche de la densité optimale, notion de base nécessaire au calcul de la rentabilité des élevages. Des résultats, non enocre publiés, d'expériences conduites en laboratoire, nous montrent que ce facteur densité n'est pas négligeable et influe directement sur les phénomènes de croissance et ceci indépendamment de la quantité de nourriture mise à la disposition des escargots.

ABELOOS, dans une étude très importante sur la croissance (1944), montre que le cycle des Gastéropodes est constitué de plusieurs phases. Chacune d'elle est caractérisée par des cœfficients de croissance particuliers, propres à chaque genre. Expérimentalement nous devons déterminer les différentes phases du développement et nous devons chercher à définir les conditions qui permettent

la croissance optimale de l'animal pour chacune d'elles. Le problème de la densité optimale se pose pour chacun des stades. L'optimum de "bien-être" varie certainement avec l'âge de l'animal. Nos lacunes dans la croissance de la biologie des Mollusques sont telles qu'un point aussi fondamental que celui de la nutrition est loin d'être élucidé. En effet, nous ne savons pas encore ce que mangent ces animaux, ni de quelle manière la nourriture est assimilée. D'autre part, nous manquons de données dans le domaine concernant les maladies propres aux Mollusques en général et aux **Helix** en particulier. Les causes de mortalité naturelle sont très mal connues et nous ne pouvons pas préjuger des réactions des Mollusques vis à vis des germes pathogènes dans le milieu très particulier d'un élevage artificiel, sachant toutefois que **Pseudomonas aeruginosa** provoque des épizooties graves en milieu naturel (MEYNADIER & al, 1964). L'influence des conditions d'élevage intensif sur le développement des escargots constitue une autre inconnue du problème. Une expérimentation suivie dans les conditions réelles d'exploitation sera nécessaire avant la vulgarisation du procédé d'élevage lui-même.

Pour conclure ce bref exposé, dont le but était seulement de mettre en évidence les difficultés d'une mise au point de techniques d'élevage de masse, il faut souligner la plasticité très grande des Mollusques et leur pouvoir d'adaptation aux situations les plus diverses. A cause de leur valence écologique élevée, nous pensons que la domestication de quelques espèces de Gastéropodes est réalisable et permettra de dépasser le stade de la cueillette.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ABELOOS M., 1944. - Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés.- **Bull. Biol. France et Belgique, 78** (3-4) : 1-42.

CADART J., 1955. - Les escargots (**Helix pomatia** L. et **Helix aspersa** M.). Biologie. Elevage. Parcage. Histoire. Gastronomie. Commerce. - Paul Lechevallier éditeur, Paris, **1-420,** 30 fig.

HEIN G., 1952. - Die Weinbergschnecke (**Helix pomatia** L.). Lebensweise, Verbrauch, Handel und Zucht. 9 fig., 1 carte, 12 tableaux. - **Zeit. Hygien. Zool.,** 40 : 225-248.

JUNGWIRTH F.J., 1970. - Die Praxis der Weinbergschneckenzucht **Helix pomatia** - ein im Entstehen begriffener Erwebszweig., pp. 1-30. Jungwirth F. J. Inc. 7451, Hausen in Killertal. Allemagne.

KAUFFMANN G. - Die Weinbergschnecke-Lehrmeister - Bücherei n° 313 Albrecht Philler Verlag 495, Minden, 1-32.

MEYNADIER G., BERGOIN M., VAGO C., 1964. - Bactériose épizootique chez les Hélicides (Mollusques). - **Ant. van Leew., 30** (1) : 76-80.

Imprimé par le C.R.D.P. de CAEN 2970-10-76

Dépôt légal 4e trimestre 1976

## DIRECTIVES GENERALES POUR LA REDACTION DES MANUSCRITS EDITES DANS LA REVUE «HALIOTIS»

### I - PREPARATION DES TEXTES

*Haliotis* a un format 21 × 29,7 cm. La composition est faite en une colonne par double frappe d'une machine ayant la possibilité de justification (IBM par exemple). Justification du texte : 150 × 230 mm.

*Haliotis* comprend : des figures au trait, des photographies en simili gravure placées dans le texte, des planches photographiques hors texte en simili gravure ou autres procédés au format de 160 × 250 mm.

1) Dactylographie du manuscrit

La dactylographie du manuscrit a une grande importance car sa bonne exécution facilite la composition et évite l'introduction de «coquilles».

Il est recommandé aux auteurs d'*Haliotis* :

- de bien vouloir dactylographier la copie de façon uniforme ;
- d'espacer les lignes d'au moins deux interlignes ;
- de n'écrire aucun titre en majuscule ;
- de ne rien souligner dans le texte, exception faite pour le cas où l'auteur désire mettre en évidence une ligne ou une portion de ligne et pour les noms devant venir en italique ;
- de dactylographier les notes infrapaginales en paragraphes (la première ligne seule est renfoncée) ;
- de dactylographier les légendes de figures et les références bibliographiques en sommaire, c'est-à-dire la première à la ligne marge, les suivantes renfoncées de quatre espacements.

Exemples :

Fig.3 : Schéma explicatif de l'hypothèse de la constitution des gargattes. Sous l'action hydrodynamique, le sable incorporé à la gravelle originelle s'est rassemblé en accumulations dunaires...

SALVAT B., 1971. - Mollusques lagunaires et réciformes de l'île de Raevavae(Australes,Polynésie).*Malacological review*, (29 p. dactyl. sous presse).

- de numéroter les paragraphes avec une graphie simple (un point, un espace) ; I., 1., a., ; éviter les graphies telles que 1.-, 1), 1°), 1 : .

2) Correction des épreuves

Les auteurs d'*Haliotis* recevront une seule épreuve pour correction. Il s'agit d'une épreuve sur «cadres» dans laquelle ils signaleront les erreurs.

Les corrections d'auteurs - celles qui modifient la copie - seront facturées aux auteurs.

### II - REDACTION DES TEXTES

1) Auteurs

Le nom d'auteur, lié au titre, sera accompagné du prénom en toutes lettres. Une note infrapaginale précisera son attache professionnelle et son adresse.

Exemple : Jean-Claude FISCHER (*).

(*) Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75 - Paris Ve (en note infra paginale).

Dans le texte, les auteurs sont signalés par leur nom et éventuellement l'initiale de leur prénom, écrit en romain (et non en capitales), que ce soit une citation ou l'appel à une référence bibliographique.

Les seuls noms d'auteurs écrits en capitales sont ceux qui suivent la citation d'une espèce.

Exemple : ... «l'espèce *Hygromia cinctella* (Draparnaud, 1801), citée par L. Germain (1930, p. 258)»...

2) Résumés

Tous les articles présentés dans *Haliotis* doivent être précédés d'un résumé rédigé dans la langue originelle de l'article. Sa traduction en anglais est obligatoire.

Il doit être nécessairement un résumé de résultats et non un résumé d'objet ou de contenu.

3) Références bibliographiques

Il est préférable de nommer «références bibliographiques» la liste des ouvrages cités dans le texte plutôt que «bibliographie», terme impropre.

Les publications seront classées par ordre alphabétique et non par ordre chronologique ou par ordre d'appel dans le texte (dans le style employé par les comptes-rendus de l'Académie des Sciences).

Chaque référence bibliographique comportera la succession suivante :

- le nom de l'auteur en capitale, suivi de l'initiale de son prénom et d'une virgule ;
- l'année suivie d'un point-tiret ;
- le titre complet de l'ouvrage, en romain suivi d'un point ;
- le titre de la revue, abrégé suivant les règles du code d'abréviation des périodiques (AFNOR, NF-Z 44 ; ISO, R-4, 1953) , ou bien celui de l'éditeur, en italique, suivi de edit., en italique et de la ville d'édition ;
- la série, le tome, le volume, etc... suivis d'une virgule ;
- les pages ;
- les illustrations diverses.

Exemples :

MENOT J.C. et RAT P., 1967. - Sur la structure du complexe récifal jurassique de la vallée de l'Yonne. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, 264 (23) : 2620-2623, 1 fig.

TERMIER H. et TERMIER G., 1952. - Histoire géologique de la biosphère. *Masson édit.*, Paris, 721 p., 36 cartes, 8 lith., 117 fig.

4) Index et tables

Toute publication (en dehors des notes courtes) sera accompagné d'un sommaire.

Désormais, le sommaire sera placé en début de texte, avant le résumé.

La table des illustrations ne devient nécessaire que si les illustrations sont suffisamment nombreuses.

### III - FIGURES DANS LE TEXTE

Les dessins et cartes doivent être faits sur bristol blanc ou calque à l'encre de chine. Ils doivent être prévus pour une réduction finale de 1/2 au maximum (la hauteur des lettres et des chiffres ne devra pas être inférieure à 1,5 mm après réduction). Les photographies seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge du manuscrit.

### IV - PUBLICATION

Les textes non conformes à ces prescriptions seront retournés aux auteurs. L'acceptation définitive des manuscrits se fait après avis du Comité de lecture. Il pourra être demandé aux auteurs une contribution financière pour les planches importantes (photos) dont la reproduction est très coûteuse.